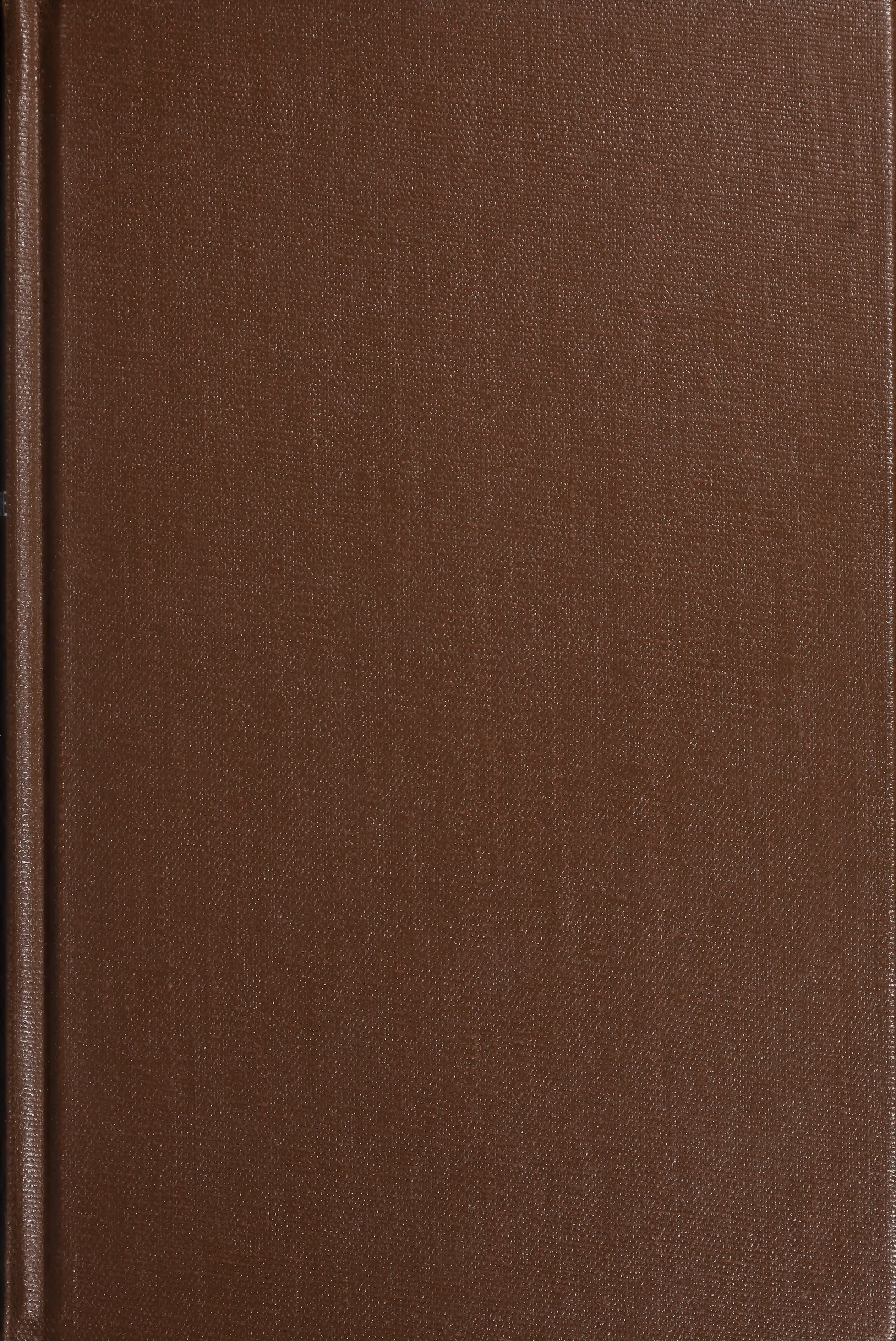
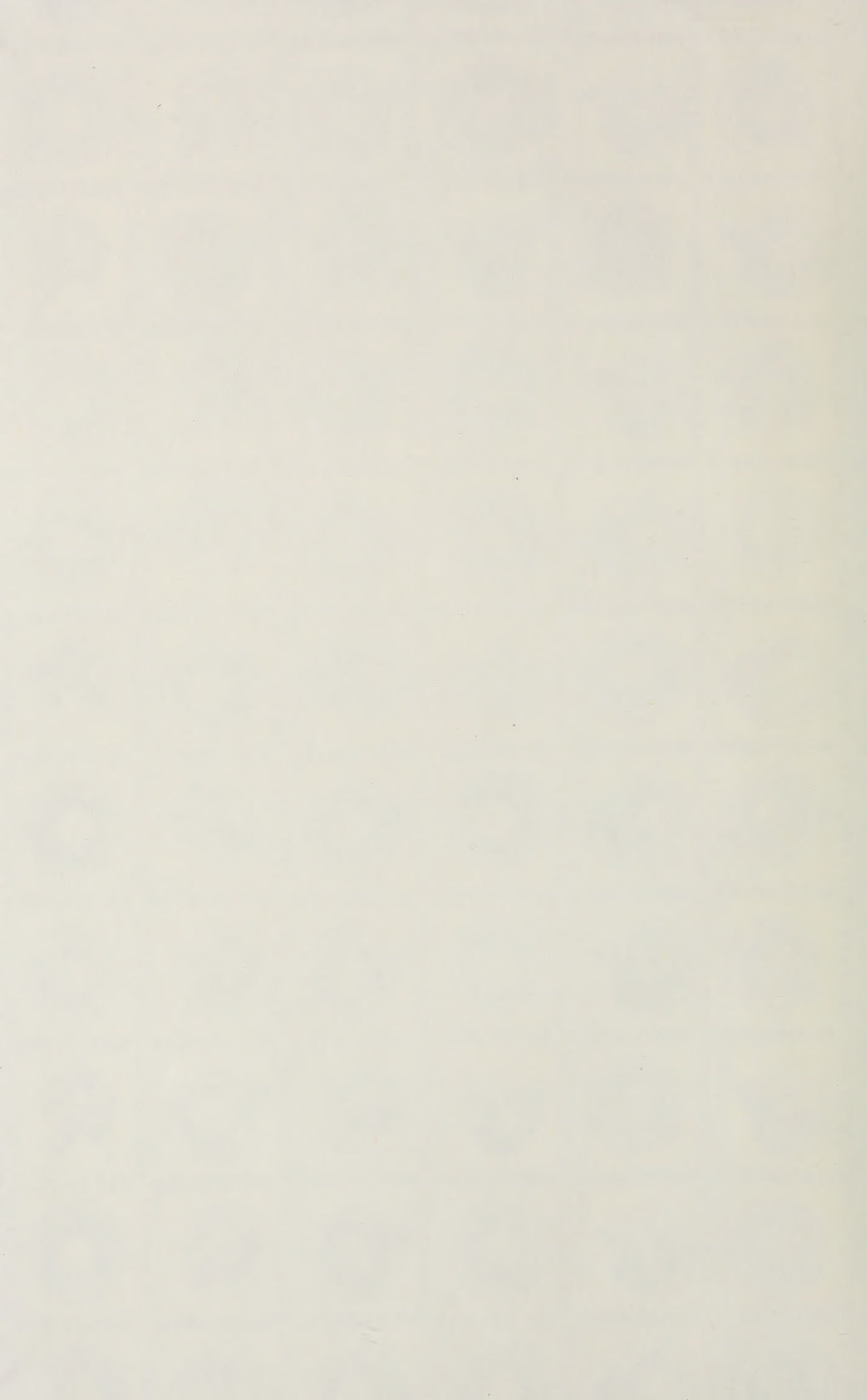








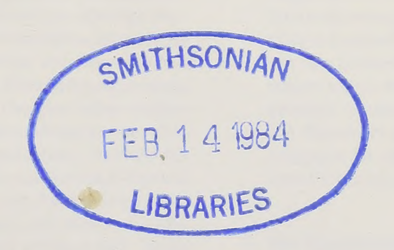
ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Volume 48, 1983 ISSN 0044-3468

Mit 202 Abbildungen





Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin





Wissenschaftliche Autoren und Kopierrecht

Seit Jahren wird darüber diskutiert, ob die Entwicklung des Kopierens urheberrechtlich geschützter Texte eine Änderung der Kopierbestimmungen erforderlich macht. Auf Grund von Initiativen des Börsenvereins des Deutschen Buchhandels hat das Bundesjustizministerium im Oktober 1980 einen Referentenentwurf veröffentlicht, der die Zahlung angemessener Vergütungen für das Kopieren urheberrechtlich geschützter Werke durch die Betreiber von Vervielfältigungsgeräten vorsieht. Dagegen hat sich u. a. der Deutsche Bibliotheksverband gewandt, der die wissenschaftlichen Autoren in einem Offenen Brief aufgefordert hat, gegen die geplante Neuregelung zu protestieren. Im einzelnen wird darin behauptet, eine Gesetzesänderung sei rechtlich nicht geboten, das Kopieren beeinträchtige nicht den Absatz wissenschaftlicher Literatur und die Vergütungspflicht werde eine Behinderung der wissenschaftlichen Arbeit zur Folge haben. Darum liege eine Gesetzesänderung nicht im Interesse der wissenschaftlichen Autoren.

Der Börsenverein des Deutschen Buchhandels sieht sich veranlaßt, diese irreführenden Behauptungen des Deutschen Bibliotheksverbandes richtigzustellen und deutlich zu machen, daß die Gesetzesänderung gerade auch im Interesse der wissenschaftlichen Autoren liegt, für die die Erhaltung der wissenschaftlichen Primärliteratur unverzichtbar ist.

1. Die Gesetzesänderung ist verfassungsrechtlich geboten

Nach ständiger Rechtsprechung des Bundesverfassungsgerichts und des Bundesgerichtshofs umfaßt die Eigentumsgarantie des Art. 14 GG auch das geistige Eigentum, also das Urheberrecht. § 15 UrhG räumt dem Autor das alleinige Vervielfältigungsrecht ein. Einschränkungen dieses Rechts sind nur zum Wohle der Allgemeinheit und auch dann nur gegen Entschädigung zulässig. Die erwähnten obersten Gerichte haben wiederholt festgestellt, daß Gesichtspunkte des Gemeinwohls (Informationsfreiheit) Vervielfältigungen zum persönlichen und eigenen Gebrauch auch ohne Zustimmung des Rechtsinhabers erforderlich machen können, daß dies aber nicht, wie bisher, vergütungsfrei erfolgen darf. Wenn nach Schätzungen und Hochrechnungen schon 1978 in der Bundesrepublik Deutschland ca. 5 Milliarden Kopien nach urheberrechtlich geschützten Texten hergestellt wurden, die sich angesichts der enormen Wachstumsraten in diesem Bereich bis heute weiter erheblich erhöht haben, spricht der Referentenentwurf mit Recht von einer neuen Nutzungsart der Werke, an denen der Rechtsinhaber auf Grund der verfassungsrechtlichen Eigentumsgarantie angemessen zu beteiligen ist. Der Gesetzgeber will und muß mit seinem Entwurf diesen verfassungswidrigen Zustand beseitigen.

2. Die wissenschaftliche Literatur ist gefährdet

Die Auflagen wissenschaftlicher Zeitschriften und Monographien sind durch das Kopieren entscheidend zurückgegangen, wobei die öffentliche Hand diese Entwicklung durch Kürzung der Bibliotheksetats noch fördert. Zwar würde nicht jedes Buch und jede Zeitschrift, aus denen kopiert wird, gekauft, aber daß diese technischen Möglichkeiten den Absatz wissenschaftlicher Literatur beeinflussen, lag für den Bundesgerichtshof schon 1955(!) „so klar zutage, daß dafür kein Beweis erbracht zu werden brauchte“(BGHZ 18/44). Im übrigen gingen zwischen 1965 und 1976 bei mehr als der Hälfte der wissenschaftlichen Zeitschriften und Fachzeitschriften die Auflagen um 31% zurück, und das trotz der Vervielfachung des Leserpotentials in dieser Zeit. Der Auflagenrückgang führt zwangsläufig zu höheren Preisen, wodurch wiederum der Anreiz zum Kopieren noch größer wird.

Wenn diese Entwicklung nicht aufgehalten wird, haben viele wissenschaftliche Zeitschriften und Monographien keine Überlebenschance mehr. Die Wissenschaftler würden damit Publikationsmöglichkeiten, der wissenschaftliche Nachwuchs Informationsmöglichkeiten verlieren, auf die sie dringend angewiesen sind. Die nach dem Entwurf von den Gerätebetreibern zu zahlenden Vergütungen sollen darum den Rechtsinhabern einen gewissen Ausgleich für die Nutzung ihres geistigen Eigentums geben und dadurch die Voraussetzungen für die Erhaltung der wissenschaftlichen Primärliteratur schaffen.

3. Die Gesetzesänderung behindert nicht die wissenschaftliche Tätigkeit

Der Gesetzentwurf behält die bestehende Vervielfältigungsfreiheit im wesentlichen bei. Darum wird die wissenschaftliche Tätigkeit in keiner

Weise behindert. Soweit die Benutzer von den Gerätebetreibern mit geringfügigen Vergütungen belastet würden, müßte das auch für die wissenschaftlichen Autoren akzeptabel sein – in jedem Fall wäre dies das kleinere Übel gegenüber der jetzt bestehenden Gefährdung der wissenschaftlichen Literatur. Für das praktische Einzugsverfahren können und müssen zwischen den Verwertungsgesellschaften einerseits und den Bibliotheken und wissenschaftlichen Instituten andererseits Modalitäten vereinbart werden, die den Verwaltungsaufwand auf ein Minimum beschränken.

Die vom Deutschen Bibliotheksverband behauptete Divergenz der Interessen zwischen Verlegern und Autoren besteht nicht: Tatsächlich liegt die Novellierung des Urheberrechtsgesetzes genauso im Interesse der wissenschaftlichen Autoren wie der Verleger. Die Erhaltung der Primärliteratur ist für jeden Wissenschaftler und den wissenschaftlichen Nachwuchs unvergleichlich wichtiger als die Belastung mit minimalen Zahlungen für das Anfertigen der Kopien. Es wird ja auch widerspruchslos für die technische Herstellung der Kopien sowie für alle anderen Arbeitsmittel, deren sich der Wissenschaftler bedient, bezahlt. Deshalb ist es nicht einzusehen, daß die Leistungen der Autoren und Verleger geringer bewertet werden sollen. Wie Wissenschaftler, die als Autoren und Herausgeber wissenschaftlicher Zeitschriften mit der angesprochenen Problematik vertraut sind, über diese Fragen denken, geht aus einem an den Deutschen Bibliotheksverband gerichteten Brief eines Lehrstuhlinhabers hervor, der sich u. a. wie folgt äußert:

„*Als wissenschaftlicher Autor und als Herausgeber einer wissenschaftlichen Zeitschrift in Sorge um den Fortbestand unseres schriftlichen wissenschaftlichen Kommunikationswesens, lege ich größten Wert auf eine Einschränkung des Xerokopierens; lege ich größten Wert auf Erhöhung der Kosten all der Kopierverfahren. Ich lege ferner Wert darauf, daß – ähnlich wie bei Tonbändern und Tonbandgeräten – Verlage und Autoren aus den Kopierkosten Einnahmen erzielen.*“

Dem ist nichts hinzuzufügen.

Frankfurt am Main, im März 1982

BÖRSENVEREIN DES DEUTSCHEN BUCHHANDELS E.V.

Wissenschaftliche Originalarbeiten

Wissenschaftliche Kurzmitteilungen

Bekanntmachungen

Buchbesprechungen

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

 Anschriften: Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1; Lindenstraße 44–47, D-1000 Berlin 61. Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide/Holstein

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7 48 (1–6) 1–384 (1983)

Vol. 48 (1), 1–64, Februar 1983 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Prof. Dr. Dieter Kruska, Institut für Haustierkunde, Biologie-Zentrum, Neue Universität, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

Z. Säugetierkunde 48 (1983) 1, 1–64
InterCode: ZSAEA 7 48 (1), 1–64 (1983)

Notes on some bats from the Near East (Mammalia: Chiroptera)

By I. A. Nader and D. Kock

Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a. M.

Receipt of Ms. 6. 10. 1982

Abstract

Studied or listed are additional records of *Rhinolophus ferrumequinum* from Iraq and Turkey, *Asellia tridens* and *Pipistrellus kuhli* from Syria, *Eptesicus bottae innesi* and *P. rueppelli* from Egypt, *E. bottae anatolicus* from Turkey, *Otonycteris hemprichi* from Arabia, Iraq, Palestine, Libya and Tunisia. The occurrence of *Plecotus austriacus* is definitely established in Turkey.

Introduction

Our knowledge of the bat fauna in the Near East was summarized for Arabia by Harrison (1964, 1972: App. IV). Nader (1975, 1982) presented additional information on Saudi Arabian species. Recent accounts of the bats of Turkey are Kumerloeve (1975) and Felten (1977), for Egyptian bats the paper of Gaisler et al. (1972) and finally Atallah (1977) for the East-Mediterranean.

During the past years a number of bat specimens have been studied in several scientific collections. They include noteworthy records for eight taxa from the Near East, which help for a better understanding of their distribution and the poorly known taxonomic relationships.

Abbreviations

Measurements: Head and body = HB; tail = T; hind foot = HF; ear = E; length of forearm = FA; tibia = Tb; Greatest length of skull = Crn; condylobasal length = Cbl; zygomatic breadth = Zyg; breadth of braincase = Br; interorbital breadth = Ior; breadth across canines = C^1–C^1; breadth across molars = M^3–M^3; maxillary toothrow = C^1–M^3; mandibular toothrow = C_1–M_3; condylar length of mandible = Mand; alcohol preserved specimen = alc.

Rhinolophus ferrumequinum irani (Cheesman, 1921)

1921 *Rhinolophus ferrumequinum irani* Cheesman, J. Bombay nat. Hist. Soc. **27**, 35; Shiraz, 5200 ft., S-Iran.

Material: Iraq: Shalahedin (Hotel Pirman), 36° 21′ N – 44° 10′ E, Erbil Liwa, 10. X. 1954; ♀ (skull, skeleton) FMNH 84499, leg. C. A. Reed.

Comparative material: Israel: Haifa, 1880; ♀ (skull, alc) SMF 17506, leg. H. Simon (cf. Felten 1977). Jordan: Zerka River, 1886; ♂ (skull, alc) SMF 17508, leg. G. Schumacher (cf. Felten 1977). Turkey: Sultanhani, Vil. Niğde, 28. VIII. 1975, 1 ♂ad 1 ♂subad 9 ♀ad 2 ♀subad (13 skulls, 13 skins) Coll. Issel, leg. B. & W. Issel.

Measurements (FMNH 84499, rostrum damaged): Zyg 12.0; Br 10.4; Ior 3.0; C^1–M^3 8.5; C_1–M_3 8.8; Mand 15.5.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4801-0001 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 1–9

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

we regard to be *ikhwanius*. In two of the Syrian specimens with I[1] present, this tooth is unicuspid and none of three had lost PM[1] (cf. Kock 1972).

The two ♀♀ from al Hamza which were collected on 4. May had two embryos each. Harrison (1964: 158) reported two pregnant ♀♀ collected on 25. March from Shaiba in S-Iraq with one embryo each. Al-Robaae (1966: 197) also found pregnant ♀♀ in full term in the middle of March in Iraq, no exact locality was given. Thus, reproduction of this species in the Near East seems to take place in spring.

The specimens examined give additional locality records, however all are within the distributional range as outlined by Kock (1972: fig. 5). The specimens from Shush in the SMF reported by Kock (1972: 211) from Iraq are actually from S-Iran; the mistake was due to mislabeling of the specimens.

Eptesicus bottae innesi (Lataste, 1887)

1887 *Vesperugo (Vesperugo) innesi* Lataste, Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova (2) 4, 625; Cairo, Egypt.
1902 *Vespertilio innesi*, Anderson and DeWinton, Mammals Egypt, 121.
1919 *Eptesicus innesi*, Thomas, Ann. Mag. nat. Hist. (9) 4, 350.
1951 *Eptesicus isabellinus innesi*, Ellerman and Morrison-Scott, Checklist Palaearctic Indian Mamm. 1758 to 1946, 156.
1964 *Eptesicus bottae innesi*, Harrison, Mamm. Arabia 1, 140.

Material: Egypt: Cairo, III. 1891; ♂ (skull, alc) ZMH 22078, leg. Dr. Franz Stuhlmann (cf. Noack 1891: 67, without exact locality).

Comparative material: *E. bottae ognevi* Bobrinskii, 1918: USSR, W-Kazakhstan: nw. Ak Tau (White Mts.) e. Lake Kaspi, Kara Tau, 21. V. 1941; ♂ (skin) Zool. Inst. Alma Ata Univ. 1/4926. Polnostrov, Mangyshlak, e. Lake Kaspi, 21. V. 1947; ♀ (skull, skin) Zool. Inst. Alma Ata Univ. 25/4992. Turkmenia: Ashkhabad region, IV. 1971; ♂ (skull, skin) Zool. Mus. Moscow 90955.

E. b. hingstoni Thomas, 1919: see Felten (1971) for SMF-specimens from Iraq.

E. bobrinskoi Kuzyakin, 1935: USSR, Kazakhstan: Sazik-Bulak, Betpagdala desert, 12. VIII. 1938; sex? (skin) Zool. Inst. Alma Ata Univ. 3/4943. Betpagdala desert, 1928; 2 sex? (2 skins) Zool. Inst. Alma Ata Univ. 2/4942, K 941. Western Betpagdala, 15. V. 1950; ♂ (skin) Zool. Inst. Alma Ata Univ. 27/16317. 30 km n. Irgis, 9. VI. 1956; sex? (skull) Zool. Mus. Moscow 60608. 10 km from mouth of Emba River, n. Lake Kaspi, 1. VII. 1952? ♂juv ♀juv (1 skull, 2 skins) Zool. Inst. Alma Ata Univ. 4/6809, 6/6811.

Measurements: *E. b. innesi:* HF 7.3; E 13.4; FA 40.3. Cbl 15.2; Zyg 10.35; Br 7.6; Ior 3.9; C^1–C^1 4.85; M^3–M^3 7.0; C^1–M^3 5.7; C_1–M_3 6.3; Mand 11.7.

E. b. ognevi (selected): FA 40.7–44.6; n2: 42.7; Tb 16.6–16.7. Crn 16.1–17.2, n2: 16.7; Cbl 15.6–17.1, n2 16.4; Zyg 10.65; Ior 3.7–3.8; Mand 11.8–12.7, n2: 12.25.

E. bobrinskoi (selected): FA 32.7–36.0, n5: 34.4. Crn 14.65; Cbl 14.55; Ior 4.1; Mand 10.5.

Remarks

There exists a surprising confusion about the actual number of *E. b. innesi* specimens available in collections. The following summary gives a total of eight specimens known of this rare subspecies:

1–2: Lataste (1887), Anderson and DeWinton (1902), Thomas (1919), Flower (1932), Setzer (1952), Harrison (1963): ♂ ♀, Cairo, leg. W. Innes 1885.

3: Noack (1891), Anderson and DeWinton (1902): ♂, Egypt (= Cairo, see above), leg. F. Stuhlmann, III. 1891.

4: Wassif (1962): ♂, Abu Rawash w. Cairo, VIII. 1948.

5–7: Harrison (1963): additional ♂ ♀, Cairo (catalogued in BM in 1903); ♀, Wadi Araba, Yotvata, 22. IV. 1962.

8: Makin (1976, 1977): Ein Geddi.

The forearm and skull measurements taken by us agree well with those published for *innesi* (partim Wassif 1962; Harrison 1963).

This subspecies apparently forms an isolated population, mainly in the Cairo area with records from Yotvata and Ein Geddi in Israel (Makin 1977). Being smaller than *E. b. hingstoni* (see below) and recorded in this region in March, April and August it may be

excluded that this summer population belongs to a migratory group of *E. bottae* from the north.

Eptesicus bottae anatolicus Felten, 1971

v. 1971 *Eptesicus anatolicus* Felten, Senckenbergiana biol. **52** (6), 371; Alanya, coast of S-Anatolia, Vil. Antalya, Turkey.
1976 *Eptesicus bottae anatolicus,* HARRISON, Mammalia **39** (3), 417.
1980 *Eptesicus bottae anatolicus,* DEBLASE, Fieldiana Zool. (NS) **4**, 192.

Material: Turkey: Old Fort of Kalesi, nr. Anamur, Vil. Mersin, 3. IX. 1975; ♀ ad (skull, skin) Coll. W. ISSEL, leg. B. & W. ISSEL.

Measurements: HB 63; T 54; HF 9; E 18; FA 47. Crn 18.8; Cbl 17.8; Zyg 12.5; Br 9.1; Ior 4.2; C^1–M^3 6.6; C_1–M_3 7.9; Mand 14.1.

Remarks

HARRISON (1976) and DEBLASE (1980) regarded *E. anatolicus* as a subspecies of *E. bottae* Peters, 1863. This conclusion is based on similarities of colour and dimensions of the type to specimens examined from several localities within the region of Iraqi Kurdistan (HARRISON 1964, 1976) southwest to Fars/Iran (DEBLASE 1980). The present specimen is slightly larger than the type, however it falls within the range of measurements given by DEBLASE (1980: 195). The new locality is close to (about 90 km se.) the type locality. KUMERLOEVE (1982) mentions two specimens from near Ceyhan, Vil. Adana, collected in 1976.

From the available measurements there seems to be a cline in size from the small *b. innesi* (see above) to the larger *hingstoni* Thomas, 1919 (see FELTEN 1971) and the even larger *anatolicus.* The additional size data now available for *anatolicus* brings it close to *sodalis* Barrett-Hamilton, 1910 (cf. HANÁK and GAISLER 1971; DEBLASE 1980).

Plecotus austriacus (Fischer, 1829)

1829 *Vespertilio auritus austriacus* Fischer, Synops. Mamm., 117; Vienna, Austria.

Material: Turkey: Karain Cave, about 30 km n. Antalya, 5. IX. 1975; ♂ (skull, skin) Coll. ISSEL, leg. and det. B. & W. ISSEL.

Measurements: HB 46; T 49; HF 8; E 38; FA 38. Crn 16.6; Cbl 15.4; Zyg 8.7; Br 8.1; Ior 3.5; C^1–M^3 5.4; C_1–M_3 5.8; Mand 10.8.

Remarks

P. austriacus (Fischer, 1829) has been differentiated from its sibling species *P. auritus* (Linnaeus, 1758) on the bases of skull size, bullar length and baculum shape (LANZA 1960; HANÁK 1966).

The specific identity of *Plecotus* in Turkey is still uncertain. DEBLASE and MARTIN (1974) regarded all *Plecotus* specimens known from Turkey (Kars region; Antakya; nr. Istanbul) to belong to *auritus.* However, KUMERLOEVE (1975) was not sure whether both *auritus* and *austriacus* or only one of them occur in the country. Although HARRISON (1964) indicated in his distribution map (fig. 89) that the specimen from "Antakya" is referable to *austriacus,* he did not state whether he has examined any specimen from Turkey. To our knowledge, the specimen examined is the first confirmed record of *P. austriacus* from Turkey. With the one specimen available to us, no attempt was made to assign a subspecific identity to it at the present time.

Otonycteris hemprichi Peters, 1859

1859 *Otonycteris hemprichii* Peters, Mber. k. preuss. Akad. Wiss. Berlin 1859, 223; type locality not given; restricted by Kock (1969: 215) to the Nile valley between north of Aswan, Egypt and Chondek, N-Sudan.

Material: Iraq: Uruq (Warka), holocene; right mandible, SMF 82/309. Chemchemal-Jarmo Valley, Kirkuk Liwa, 8. IV. 1955; ♂ (skull, alc) FMNH 84515, leg. C. A. Reed. Arabia: no loc., 1938; 1 ♂ 5 ♀ (4 skulls, 6 alc) FMNH 48834–9, leg. H. St. J. Philby. Palestine: nr. Jerusalem, 1882–1884; sex? (skull, skin) FMNH 44777, leg. S. Merrill. Turkey: Birecik, Vil. Gaziantep, 11. V. 1972; ♂ (skull, skin) ZFMK 72.140, leg. U. Hirsch (Kumerloeve 1975). Egypt: Giza nr. Cairo, IV. 1971; ♂ (alc) SMF 40649, ded. Namru-3. Sakkara, Giza, 29. V. 1951; ♀ (alc) FMNH 79212, leg. H. Hoogstraal. Imbaba, Abu Rawash, 10. VI. 1953; 1♂ 4♀ (alc) FMNH 74480-4, leg. H. Hoogstraal. Abu Rawash, 19. VII. 1977; ♀ (skull, skin) Coll. Issel, leg. Groschaft. Fayum, 25. VII. 1971; ♂ (skull, skin) Coll. Issel, leg. Groschaft. Libya: Bahr el Tubat, 29° 36′ N – 24° 53′ E, 21 km ese. Giarabub, 29. V. 1962; ♂ ♀ (2 skulls, 2 skins) USNM 325011-2, leg. G. L. Ranck. Tunisia: Gorge of Seldja, 34° 21′ N – 08° 19′ E, ne. El Hamma el Djerid, 1. IX. 1972; ♂ (skull, skin) Coll. Issel, leg. B. & W. Issel.

Measurements: Since this bat is rare in the Middle East, and not many measurements available in literature, those of the specimen from Iraq (FMNH 84515) and the one from Turkey (ZFMK 72.140) are given, respectively: T –, 50; HF 11.8, 11.5; E 30.3, –; FA 58.6, 57.5. Crn 22.0, 23.2; Cbl 20.8, 21.7; Zyg 13.6, 14.2; Br 10.7, 10.9; Ior 4.4, 4.6; C^1-M^3 7.5, 7.7; C_1-M_3 8.1, 8.6; Mand 15.5, 16.4.

Remarks

Kock (1969: 184) did not find any indication that subspecies can be defined within *hemprichi* by differences in size of ears, third fingers or skull measurements. Colouration seems equally inadequate for a subspecies definition. The Tunisian specimen examined is of an extremely light colour without any brownish tinge of the hair tips and with transparent wing membranes. Our preliminary impression that this might represent the Saharan subspecies, described as *Plecotus auritus saharae* Laurent, 1936 (loc. typ.: El Goléa), had to be discarded as this taxon has at least a brownish tinge on its fur. Other Saharan specimens are of a sand colour (Heim de Balsac 1936).

Distribution

The known range of the species is mapped (Fig.) from the following sources, including the specimens examined: Kock (1969: 186), Fain (1959) for Tunisia, Fairon (1980) for Niger,



Fig. Known distribution of *Otonycteris hemprichi*. Open circles indicate localities not exactly known

Kumerloeve (1975) for Turkey, Harrison (1964, 1977: 627) for Arabia, Atallah (1977) for Palestine and Jordan, Makin (1977) for Israel, Harrison (1980) for Oman, DeBlase (1980) for Iran, Bobrinskii et al. (1965) for South Russia, Meyer-Oehme (1965) and Niethammer (1982) for Afghanistan and Roberts (1977) for Pakistan.

As can be seen now the holocene record from Uruq/Iraq and the recent occurrence at Kirkuk demonstrate a very probably closed distributional area in the Saharo-Sindian arid zone (Fig.).

The new material from Libya and Iraq represent second records of occurrences of this species for both countries (Hufnagel 1972; Harrison 1964).

Acknowledgements

Our warmest thanks are due to Mrs. Dr. B. Issel and Mr. Dr. W. Issel (Augsburg = Coll. Issel) for an invitation to examine bats in their collection in relation to the area under study and species covered by this paper; especially their hospitality to the senior author (IAN) is cordially remembered. For the loan of specimens we thank Prof. H. Schliemann (Hamburg = ZMH). For provision of research facilities to study bat collections under their care, we thank Dr. H. Felten (Frankfurt a. M. = SMF), Dr. R. Hutterer (Bonn = ZFMK), Dr. B. C. Robbins and Dr. H. W. Setzer (Washington = USNM), Dr. B. Patterson (Chicago = FMNH), Dr. O. Rossolimo (Moscow) and the late Prof. A. Sludsky (Alma Ata). Last but not least, we thank Prof. R. Kinzelbach (Darmstadt) for the deposit of specimens in the Forschungsinstitut Senckenberg originating from his research in the Near East. The junior author (DK) is indebted to the Deutsche Forschungsgemeinschaft for travel grants which enabled him to study collections in the USSR (477/9/74) and USA (477/297/77).

Zusammenfassung

Notizen über einige Fledermäuse des Nahen Ostens (Mammalia: Chiroptera)

Untersucht oder aufgelistet werden weitere Nachweise von *Rhinolophus ferrumequinum* aus Irak und Türkei, *Asellia tridens* und *Pipistrellus kuhli* aus Syrien, *Eptesicus bottae innesi* und *P. rueppelli* aus Ägypten, *E. bottae anatolicus* aus der Türkei, *Otonycteris hemprichi* aus Arabien, Irak, Palästina, Libyen und Tunesien. Das Vorkommen von *Plecotus austriacus* in der Türkei ist gesichert.

Literature

Al-Robaae, K. (1966): Untersuchungen der Lebensweise irakischer Fledermäuse. Säugetierkdl. Mitt. **14,** 177–211.

— (1976): On a collection of mammals from Mosul, North Iraq. Bull. Basrah nat. Hist. Mus. **3,** 67–76.

Anderson, J.; DeWinton, W. E. (1902): Zoology of Egypt. Mammalia. London: Hugh Rees.

Atallah, S. I. (1977): Mammals of the eastern Mediterranean region; their ecology, systematics and zoogeographical relationships. Säugetierkdl. Mitt. **25,** 241–320.

Atallah, S. I.; Harrison, D. L. (1967): New records of rodents, bats and insectivores from the Arabian peninsula. J. Zool. **153,** 311–319.

Bobrinskii, N. A.; Kuznetzov, B. A.; Kuzyakin, A. P. (1965): [Key to the mammals of the USSR]. 2nd ed., Moscow, 382 pp.

Bonhote, J. L. (1909): On a small collection of mammals from Egypt. Proc. zool. Soc. Lond. **1909,** 788–798.

DeBlase, A. F. (1980): The bats of Iran: systematics, distribution, ecology. Fieldiana Zool., (NS) **4,** I–XVII, 1–424.

DeBlase, A. F.; Martin, R. L. (1974): Distributional notes on bats (Chiroptera: Rhinolophidae, Vespertilionidae) from Turkey. Mammalia **37,** 598–602 [for 1973].

Fain, A. (1959): La famille Gastronyssidae Fain, 1956. Description de deux nouvelles espèces chez des chauves-souris asiatiques (Acarina: Sarcoptiformes). Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique **35** (12), 1–22.

Fairon, J. (1980): Deux nouvelles espèces de chiroptères pour la faune du massif de l'Aïr (Niger): *Otonycteris hemprichi* Peters, 1859 et *Pipistrellus nanus* (Peters 1852). Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique **52** (17), 1–7.

Felten, H. (1971): Eine neue Art der Fledermaus-Gattung *Eptesicus* aus Kleinasien (Chiroptera: Vespertilionidae). Senckenbergiana biol. **52,** 371–376.

— (1977): Teil IIIa. In: Felten, H.; Spitzenberger, F.; Storch, G.: Zur Kleinsäugerfauna West-Anatoliens. Senckenbergiana biol. **58,** 1–44.

FLOWER, S. S. (1932): Notes on the recent mammals of Egypt with a list of the species recorded from that Kingdom. Proc. zool. Soc. Lond. **1932,** 369–450.
GAISLER, J.; MADKOUR, G.; PELIKÁN, J. (1972): On the bats (Chiroptera) of Egypt. Acta Sci. nat. Acad. Sci. bohemoslov. Brno **6,** 1–40.
HANÁK, V. (1966): Zur Systematik und Verbreitung der Gattung *Plecotus,* Geoffroy, 1818 (Mammalia, Chiroptera). Lynx (NS) **6,** 57–66.
HANÁK, V.; GAISLER, J. (1971): The status of *Eptesicus ognevi* Bobrinskii, 1918, and remarks on some other species of this genus (Mammalia, Chiroptera). Věst. Čs. spol. zool. **35,** 11–24.
HARRISON, D. L. (1963): A new bat for Israel, *Eptesicus innesi* Lataste, 1887, with some remarks on the affinities of this species. Z. Säugetierkunde **28,** 107–110.
— (1964): The mammals of Arabia, **I.** Insectivora, Chiroptera, Primates. London: E. Benn.
— (1972): The mammals of Arabia, **III.** Lagomorpha, Rodentia. London: E. Benn.
— (1976): Scientific results of the Oman flora and fauna survey, 1975. Description of an new subspecies of Botta's serotine (*Eptesicus bottae* Peters, 1869, Chiroptera: Verspertilionidae) from Oman. Mammalia **39,** 414–418 [for 1975].
— (1977): Mammals obtained by the expedition with a checklist of the mammals of the Sultanate of Oman. In: The scientific results of the Oman Flora and Fauna Survey, 1975. J. Oman Stud., spec. Rep. **1,** 13–26.
— (1980): The mammals obtained in Dhofar by the 1977 Oman Flora and Fauna Survey. In: The scientific results of the Oman Flora and Fauna Survey 1977 (Dhofar). J. Oman Stud., spec. Rep. **2,** 387–397.
HATT, R. T. (1959): The mammals of Iraq. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan **106,** 1–113.
HEIM DE BALSAC, H. (1936): Biogéographie des mammifères et des oiseaux de l'Afrique du Nord. Bull. Biol. France Belgique **21** (Suppl.), 1–446.
HEYNEMAN, D; MACY, R. W. (1962): Helminths reported from bats (Chiroptera) in Egypt with an illustrated key to the common flukes. J. Egypt. Publ. Hlth. Ass. **37,** 109–139.
HOOGSTRAAL, H. (1962): A brief review of the contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). I. Insectivora and Chiroptera. J. Egypt. Publ. Hlth. Ass. **37,** 143–162.
HUFNAGEL, E. (1972): Libyan mammals. Harrow: Oleander Press.
KOCK, D. (1969): Die Fledermaus-Fauna des Sudan. Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. **521,** 1–238.
— (1972): In: KOCK, D.; MALEC, F.; STORCH, G.: Rezente und subfossile Kleinsäuger aus dem Vilayet Elaziğ, Ostanatolien. Z. Säugetierkunde **37,** 204–229.
KUMERLOEVE, H. (1975): Die Säugetiere (Mammalia) Syriens und des Libanon. Veröff. zool. Staatssamml. München **18,** 159–225.
— (1982): Zur Erforschungsgeschichte der Säugetiere Kleinasiens (III). Säugetierkdl. Mitt. **30,** 26–30.
LANZA, B. (1960): Su due specie criptiche di Orecchione: "*Plecotus auritus*" (L.) e "*P. wardi*" Thomas ("Mamm.; Chiroptera"). Monit. zool. ital. **68,** 7–23.
LATASTE, F. (1887): Description d'une nouvelle espèce de chiroptère d'Égypte. Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova (2) **4,** 625–630.
LEWIS, R. E.; HARRISON, D. L. (1962): Notes on bats from the Republic of Lebanon. Proc. zool. Soc. Lond. **138,** 473–486.
MAKIN, D. (1976): Preliminary report of a survey of Microchiroptera in Israel. Israel J. Zool. **25,** 211.
— (1977): [Bats of Israel]. Teva va aretz **18,** 74–80 [in Hebrew].
METAXAS, C. (1891): Mémoise sur les animaux de la Mesopotamie. Bull. Soc. natn. Acclim. France **9,** 321–328.
MEYER-OEHME, D. (1965): Die Säugetiere Afghanistans (Teil III), Chiroptera. Science, Quart. J. Fac. Sci. Kabul Univ., (Special ed.), 42–59.
NADER, I. A. (1971): Noteworthy records of bats from Iraq. Mammalia **35,** 644–647.
— (1975): On the bats (Chiroptera) of the Kingdom of Saudi Arabia. J. Zool. **176,** 331–340.
— (1982): New distributional records of bats from the Kingdom of Saudi Arabia (Mammalia: Chiroptera). J. Zool. **198,** 69–82.
NIAZI, A. D. (1976): On the Mediterranean horseshoe bat from Iraq. Bull. nat. Hist. Res. Center **7,** 167–176.
NIETHAMMER, J. (1982): Mausschläfer (*Myomimus* Ognev, 1924) in Afghanistan. Z. Säugetierkunde **47,** 187–189.
NOACK, TH. (1891): Beiträge zur Kenntnis der Säugetier-Fauna von Ostafrika. Jb. hamburg. wiss. Anst. **9,** 1–88.
ROBERTS, T. J. (1977): Mammals of Pakistan. London: E. Benn.
SANBORN, C. C.; HOOGSTRAAL, H. (1955): The identification of Egyptian bats. J. Egypt. Publ. Hlth. Ass. **30,** 105–119.
SETZER, H. W. (1952): Notes on mammals from the Nile delta region of Egypt. Proc. U. S. natn. Mus. **102,** 343–369.
THOMAS, O. (1919): The types of the mammals described by M. FERNAND LATASTE. Ann. Mag. nat. Hist. **4,** 350–354.
TROUESSART, E. L.; KOLLMANN, M. (1923): Étude sur les mammifères rapportés par M. HENRI

Gadeau de Kerville de son voyage zoologique en Syrie (Avril–Juin 1908). In: Voyage zoologique d'Henri Gadeau de Kerville en Syrie. **4**, 59–64.
Wassif, K. (1962): The serotine bat, *Eptesicus isabellinus innesi* Lataste from Egypt. Bull. zool. Soc. Egypt **17**, 108–110.
Wettstein, O. von (1913): Wissenschaftliche Ergebnisse der Expedition nach Mesopotamien 1910. Die Chiropterenausbeute. Ann. nat.-hist. Mus. Wien **27**, 465–471.

Authors' addresses: Dr. Iyad A. Nader, College of Education, King Saud University, Abha branch, P.O.Box 157, Abha, Saudi Arabia; Dr. Dieter Kock, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberg-Anlage 25, D-6000 Frankfurt a. M. 1

Zur Phylogenie und Ausbreitungsgeschichte mediterraner Hausmäuse (Genus *Mus* L.) mit Hilfe von „Compatibility Analysis"

Von H. Engels

Departamento de Zoologia, Universidade de Coimbra, Portugal

Eingang des Ms. 3. 8. 1982

Abstract

The evolutionary history of Mediterranean mice (Genus Mus L.) with aid of „Compatibility Analysis"

Studied was the evolutionary history of 14 populations of mice (Genus *Mus* L.) from the Mediterranean region, Asia Minor, and Afghanistan with aid of compatibility analysis, „Prim"-networks, and hierarchical cluster analyses.

Morphological and fossil data indicate that immigration of mice into the Mediterranean region took place first in the eastern parts and started from Asia Minor. Separated phylogenetic lines may have led to feral mice of Greece, *Mus spretus* of North Africa and the Iberian Peninsula, and to the commensal stocks of the Mediterranean region. A further phylogenetic line leads (probably from mice of the Ukraine) to *Mus musculus spicilegus* of South eastern Europe.

There are also fossil indications that the spreading of farming cultures into the western Mediterranean regions was accompanied by immigrations of mice into these regions, which may have become possible by climatic changes and beginning formation of culture steppes. Morphological results indicate that parallel evolution and reversals of characters have commonly occured during evolutionary history of mice in the Mediterranean region.

Einleitung

Nach Schwarz und Schwarz (1943) erstreckt sich die ursprüngliche, natürliche Verbreitung der Hausmaus durch palaearktische Trockengebiete zwischen 44° und 36° N.B. von Spanien-Marokko bis Japan, wobei sie in dieser Zone vier wildlebende (ferale) Unterarten unterscheiden: *spretus* Lataste im äußersten Westen, *spicilegus* Pet. in Südosteuropa von Ungarn bis zur Wolga, *wagneri* Ev. in Zentral- und *manchu* Thom. in Ostasien. Daneben haben sich mehrfach halbkommensale und kommensale, an den Menschen angeschlossene Formen herausgebildet, zu denen der mediterrane *brevirostris* Waterhouse, der west- und mitteleuropäische *domesticus* Rutty sowie der osteuropäische *musculus* L. gehören.

Neuere Untersuchungen an mediterranen Hausmäusen haben gezeigt, daß *spretus* wahrscheinlich eine eigene Art darstellt (Britton et al. 1978; Pelz und Niethammer 1978), und daß eine in Griechenland verbreitete Freilandform möglicherweise ebenfalls artlich verschieden ist (Bonhomme et al. 1978; Engels 1980).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4801-0009 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 9–19

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Da sich die systematische Stellung mediterraner Hausmäuse durch diese Arbeiten klarer abzuzeichnen beginnt, die phylogenetischen Beziehungen aber noch weitgehend unerforscht sind, soll hier eine Untersuchung ihrer Phylogenie und Ausbreitungsgeschichte anhand morphologischer Daten und mit Hilfe eines von Estabrook und Kent Fiala (1977, 1980) automatisierten, auf den phylogenetischen Prinzipien Hennigs (1950) beruhenden cladistischen Verfahrens erfolgen. In diesem Zusammenhang möchte ich zwei Regeln Hennigs anführen, die erkennen lassen, warum für die Untersuchung phylogenetischer Beziehungen morphologische Daten herangezogen werden und diese häufig auch für die Rekonstruktion der Ausbreitungsgeschichte verwendet werden können:

1. In der Regel gehen gleichzeitig mit der Ausbreitung einer Art gerichtete morphologische Veränderungen einher, so daß bei Kenntnis gerichteter Merkmalstransformationsreihen auch auf die Ausbreitungsgeschichte ihrer Merkmalsträger geschlossen werden kann (nach der „Progressionsregel" oder „law of parallelism between morphological and chorological progression" (Hennig 1950: 137 f.).

2. Weiterhin kann nach Hennig (1950: 194 f.) als „Grundregel für die Beziehungen zwischen der Verbreitung und der Verwandtschaft der taxonomischen Gruppen höherer Ordnungsstufe gelten, daß Artengruppen, die einer Abstammungsgemeinschaft angehören, auch in ihrer Verbreitung auf einheitliche Räume von einer bestimmten Geschlossenheit beschränkt sind. Sie spielt in der chorologischen Methode etwa dieselbe Rolle, wie bei den morphologischen Methoden der Satz, daß zwei Gruppen um so näher phylogenetisch miteinander verwandt sind, je ähnlicher sie einander sind."

Bei der Hausmaus ist jedoch die Neigung, sich dem Menschen anzuschließen, zu berücksichtigen. Es ist wahrscheinlich, daß die durch Handel und Verkehr bedingte Verschleppungsmöglichkeit erheblich zu ihrer Ausbreitung im mediterranen Raum beigetragen hat. In diesem Fall muß die „Grundregel" Hennigs versagen, während die Progressionsregel beschränkt anwendbar bleibt. Denn es ist nach einer Verschleppung ebenso wie bei der aktiven Ausbreitung in neue Lebensräume aufgrund verstärkter Selektionsdrücke mit Merkmalstransformationen zu rechnen. Die Beschränkung liegt allerdings darin, daß bei einer Verschleppung keine Merkmalstransformationsreihen zu erwarten sind, da keine langsame Progression gegen einen zunehmenden Selektionsdruck erfolgt, sondern einfache Merkmals-„sprünge", die als Apomorphismen erkannt werden können. Einfache Transformationen werden in einer „Compatibility-Analyse" ebenso wie kompliziertere Transformationsreihen zur Rekonstruktion phylogenetischer Stammbäume benützt. Ich habe deshalb mit Hilfe diese Methode versucht, die Ausbreitungsgeschichte zu rekonstruieren, was mir aufgrund der Progressionsregel berechtigt erscheint und habe die Ergebnisse auf Übereinstimmung mit der „Grundregel", d.h. geographischer Geschlossenheit nahverwandter Taxa, sowie auf Übereinstimmung mit palaeontologischen Ergebnissen hin untersucht.

Material und Methoden

Für die Untersuchung stand eine Datenmatrix (aus Engels 1980) mit arithmetischen Mitteln von 15 Schädel- und 2 Körpermaßen zur Verfügung, die an 14 Hausmauspopulationen aus dem Mittelmeergebiet, Kleinasien und Afghanistan genommen worden waren (Tab. 1).

Zusätzlich zu den Maßen in Engels (1980) wurden die Merkmale „Laktatdehydrogenase-B-Polymorphismus" und der „Quotient der Längen von M^1 zu M^{2+3}" verwendet. Da für das Merkmal LDH-B-Polymorphismus nicht in allen Populationen Beobachtungen vorlagen, mußten hypothetische Werte eingesetzt werden (in Tab. 3 mit Stern versehen). Merkmale und Abkürzungen wurden wie folgt verwendet: 1. Kopfrumpflänge (KR), laut Etikett; 2. Schwanzlänge (SL), laut Etikett; 3. Condylobasallänge (CBL); 4. Zygomatische Breite (ZYG); 5. Obere Zahnreihenlänge, an den Kronenrändern gemessen (OZR); 6. Interorbitalbreite (IOB); 7. Palatallänge (PAL); 8. Inzisivenbreite: Durchmesser der oberen Inzisiven in Schädelrichtung (ICB); 9. Nasalialänge (NASL); 10. Länge der Foramina incisivi (FOIL); 11. Hirnkapselbreite: Breite über den Jochbogenansätzen der Squamosa (HKB); 12. Diastemalänge (DIAL); 13. Länge der ersten oberen Molaren an den Kronenrändern (M^1); 14. Breite der M^1 (BM^1); 15. Abstand zwischen vorderem Kronenrand des M^2 und

Tabelle 1

Anzahl, Herkunft und Unterartzugehörigkeit der untersuchten Hausmauspopulationen

Nr.	Bisheriger Unterartname	Ökotyp	Herkunft	Signum	N
1	*brevirostris*	kommensal	Spanien und Portugal	SP+P (b)	33
2	*domesticus*	kommensal	Rheinland (Deutschl.)	RH	7
3	*spicilegus*	Freiland	Burgenland (Österreich)	BU	23
4	*bactrianus*	kommensal	Afghanistan	AF	16
5	*spretus*	Freiland	Tunesien	TU	11
6	*spretus*	Freiland	Spanien und Portugal	SP+P (s)	33
7	*spicilegus*	Freiland	Griechenland	GR	8
8	*spretus*	Freiland	Marokko	MA	14
9	*spretus*	Freiland	Südspanien	SP	22
10	*praetextus*	Freiland	Zypern	ZY	16
11	*praetextus*	Freiland	Sizilien	SI	26
12	*praetextus*	Freiland	Kreta	KR	6
13	*praetextus*	Freiland?	Türkei	TÜ	36
14	*praetextus*	Freiland	Libyen	LI	3

Die Unterartbezeichnungen entsprechen denen bei Reichstein (1978).

Tabelle 2

Festlegung der Polarität von Merkmalen nach dem Prinzip „common equal primitive" in dem Computerprogramm „Clinch"

Merkmal	Ausprägung und Kodierung in Clinch		Verteilung der Stadien (A:B) i. d. Populationen
	Plesiomorph	Apomorph	
1 KR	groß (A)	klein (B)	7 : 7
2 SL	groß (A)	klein (B)	8 : 6
3 CBL	klein (A)	groß (B)	8 : 6
4 ZYG	groß (A)	klein (B)	7 : 7
5 OZR	groß (A)	klein (B)	8 : 6
6 IOB	klein (A)	groß (B)	8 : 6
7 PAL	klein (A)	groß (B)	9 : 5
8 ICB	klein (A)	groß (B)	8 : 6
9 NASL	klein (A)	groß (B)	9 : 5
10 FOIL	klein (A)	groß (B)	8 : 6
11 HKB	groß (A)	klein (B)	8 : 6
12 DIAL	klein (A)	groß (B)	8 : 6
13 M^1	groß (A)	klein (B)	9 : 5
14 BM^1	klein (A)	groß (B)	8 : 6
15 M^{2+3}	klein (A)	groß (B)	8 : 6
16 AM^1	groß (A)	klein (B)	7 : 7
17 Einbiß	vorh. (A)	nichtvorh. (B)	9 : 5
18 LDH-B	monomorph (A)	polymorph (B)	4 : 4
19 M^1/M^{2+3}	klein (A)	groß (B)	8 : 6

Aus den in Tab. 2 nach dem Prinzip „common equal primitive" festgelegten Merkmalspolaritäten geht hervor, daß der Hausmausschädel während der evolutiven Abwandlung eine Streckung erfährt, d. h. seine Proportionen ändert. Es scheint, daß damit eine Tendenz beibehalten wird, die auch während des Wachstums besteht (Engels 1979).

hinterem Kronenrand des M^3 (M^{2+3}); 16. Geringster Abstand zwischen den ersten oberen Molaren (AM^1); 17. Auftreten bzw. Ausprägung einer Kerbe an den oberen Inzisiven (Einbiß); 18. Auftreten eines Polymorphismus in der LDH-B (LDH-B); 19. Quotient der Maße M^1 zu M^{2+3} (M^1/M^{2+3}).

Anhand dieser Merkmale wurde eine phylogenetische Analyse (Compatibility analysis) mit einem von Kent Fiala und G. Estabrook angefertigten Computerprogramm („Clinch"-Version 3, 1980)

Tabelle 3

Datenmatrix für 14 Hausmauspopulationen nach Transformation der quantitativen in qualitative Merkmale

(Kodierung der Merkmalsstadien wie in Tab. 2, hypothet. Werte mit Stern versehen)

Population/Merkmal	1 2 3 4 5	6 7 8 9 10	11 12 13 14 15	16 17 18 19
1 SP+P (b)	AAABB	AAAAA	BABAA	BAA B
2 RH	AABAB	BBABA	ABAAA	BAA B
3 BU	BCABB	AAAAA	BABAA	BAA A
4 AF	BABAA	BABBB	ABABB	ABA* B
5 TU	BBABA	AAAAB	BAABB	BBB A
6 SP+P (s)	BBABA	AABAA	BBAAA	ABB A
7 GR	ABBAA	BBBBB	ABABB	AAA A
8 MA	BBABA	ABBAA	BBBAB	ABB A
9 SP	ABBAA	ABBBA	BAAAB	ABB A
10 ZY	AABAB	AAAAB	AABAA	BAA* A
11 SI	BAABB	BAAAA	AABBA	BAA* B
12 KR	AAAAB	AAAAB	AAAAA	AAA* B
13 TÜ	AABAA	BBBBB	ABABB	AAA* A
14 LI	BAABA	BAAAA	AAABA	BAA* B

durchgeführt. Mit Hilfe dieses Programms wird die Verträglichkeit (compatibility) von Merkmalstransformationsreihen („cladistic characters") untersucht, wobei alle untereinander kompatiblen Merkmale zu einem sog. „Clique" zusammengefaßt werden. Dieser wird für die Rekonstruktion des phylogenetischen Stammbaumes verwendet. Als kompatible Merkmale werden solche aufgefaßt, die nach Festlegung der evolutiven Merkmalspolarität auf einem hypothetischen phylogenetischen Stammbaum keine Parallelevolution oder reversible Evolution (reversals) zeigen. Solche Merkmale sind auf dem hypothetischen Stammbaum konvex, d. h. die kürzeste Verbindung zwischen den Merkmalsträgern mit gleichen Merkmalsstadien führt auf dem Stammbaum nicht aus dieser Menge heraus (Estabrook 1977).

Da normalerweise mehrere „Cliques" gefunden werden, muß derjenige ausgewählt werden, welcher mit größter Wahrscheinlichkeit die Rekonstruktion des historisch korrekten phylogenetischen Stammbaumes verspricht. Hierzu werden verschiedene Zusatzkriterien benötigt, wie z. B. „Größe des cliques", „Anzahl beobachtbarer Synapomorphien", „Cliques, welche besonders hoch zu bewertende Merkmale enthalten, d. h. solche, die in gut abgrenzbaren Stadien vorliegen oder für die die Richtung der Transformation gut bekannt ist".

Falls die Richtung der Merkmalsprogression nicht bekannt ist, wird in dem Computerprogramm „Clinch" die Evolutionsrichtung nach dem Prinzip „Ursprüngliche Merkmale (oder Merkmalsausprägungen) sind wahrscheinlich innerhalb der Gruppe der zu untersuchenden Taxa häufiger anzutreffen als abgeleitete" festgelegt. Es handelt sich also bei der Bestimmung der Merkmalspolarität um eine „Ingroup-Analysis" oder in der von Estabrook verwendeten Terminologie um eine Merkmalskonstruktion nach dem Prinzip „common equal primitive". Quantitative Merkmale müssen stets in qualitative umgewandelt werden.

Da die Merkmale der aus Engels (1980) stammenden Datenmatrix vorwiegend quantitativ sind, wurden sie zuvor in qualitative mit zwei Stadien transformiert, wobei für die Festlegung der Grenze zwischen den beiden Stadien das arithmetische Mittel verwendet wurde (z. B.: A: Ausprägung kleiner als arithmetisches Mittel der Population; B: Ausprägung größer als arithmetisches Mittel der Population). Die Anwendung des arithmetischen Mittels als Grenze für eine Aufteilung in 2 Merkmalszustände führt dazu, daß im Durchschnitt weiter vom Mittel entfernte Werte auf derjenigen Seite liegen, die mit weniger Beobachtungen besetzt ist. Bei der Festlegung der Merkmalspolarität erhalten solche Werte das Attribut „abgeleitet", was der Vorstellung entspricht, daß „extreme" Merkmalsausprägungen innerhalb einer systematischen Gruppe wahrscheinlich „abgeleitete" Zustände repräsentieren. Ergänzend zu der „Compatibility-Analysis" habe ich für die ursprüngliche sowie für die „common equal primitive"-transformierte Datenmatrix ein sog. „Prim-Network" berechnet, bei dem die Gesamtlänge, die sich aus den absoluten phylogenetischen (oder phänetischen) Abständen zwischen den Taxa (auch als Manhatten-Abstände bezeichnet) zusammensetzt, minimiert wird (Farris 1970). Im Gegensatz zu der „Compatibility-Analysis" wird auf dem „Prim-Network" parallele und reversible Evolution zugelassen. Zum Vergleich mit den „phylogenetischen" Methoden habe ich verschiedene hierarchische Clusteranalysen (single linkage, complete linkage und average linkage)

durchgeführt. Das „Prim-Network" wurde auf einem Sinclair-ZX 81 Microprocessor berechnet, während die Clusteranalysen mit Hilfe eines Programmes von Mather (1976) auf einem Sigma-5-Computer von Rank-Xerox berechnet wurden. Die „Compatibility Analyse" wurde ebenfalls auf diesem Computer durchgeführt.

Für die Berechnung der Phänogramme sowie das auf der ursprünglichen Datenmatrix beruhende „Prim-network" wurden die Merkmale 18 und 19 (LDH-B und M^1/M^{2+3}) nicht verwendet.

Ergebnisse

Die „Compatibility"-Analyse mit 19 „common equal primitive" kodierten Merkmalen ergab 5 „cliques" mit je 3 kompatiblen Merkmalen, denen die folgenden Hypothesen zur Verwandtschaft und Ausbreitungsgeschichte der mediterranen Hausmäuse entsprechen:

Clique 1 enthält die Merkmale LDH, SL und OZR. In Abb. 1 werden in dem zugehörigen „Phylogramm" die Populationen aus Afghanistan, der Türkei und Libyen als Stammgruppe angenommen, wobei jedoch zu berücksichtigen ist, daß die drei „clique 1" bildende Merkmale wahrscheinlich nicht für eine Unterscheidung aller ursprünglichen und abgeleiteten Gruppen ausreichen. Von der Stammgruppe, die aus diesem Grunde möglicherweise zu umfassend gewählt wurde, erfolgt eine Aufspaltung in zwei getrennten Linien, einer Linie mit freilebenden Hausmäusen Griechenlands und dem westmediterranen *Mus spretus,* sowie einer zweiten Linie mit (halb)kommensalen Hausmäusen des Mittelmeergebietes und der Population aus dem Rheinland. Die Ableitung des österreichischen *M. m. spicilegus* von kommensalen Formen in Abb. 1 scheint jedoch fraglich, und eher auf falsch bewerteter Parallelevolution von Merkmalen zu beruhen. Hierfür spricht vor allem das Anlegen von Vorratshügeln bei *spicilegus* (Festetics 1961), das nicht als eine sekundäre Anpassung von ursprünglich kommensalen Formen an eine ferale Lebensweise gedeutet werden kann.

Clique 2 enthält die Merkmale LDH, SL und M^1/M^{2+3}. In Abb. 2 werden hierzu die Populationen aus der Türkei und Zypern als Stammgruppe angenommen. Es findet gleichfalls eine Aufspaltung, diesmal jedoch mit *spicilegus* als selbständigem Zweig, von Kleinasien aus statt.

Clique 3 enthält die Merkmale LDH, OZR und Einbiß. In dem zugehörigen "Phylogramm" (Abb. 3) werden die Populationen aus der Türkei, Griechenland und Libyen als Stammgruppe angenommen. Aus den weiteren Phylogrammen zu clique 4 mit den Merkmalen LDH, HKB und IOB (Abb. 4) und clique 5 mit den Merkmalen ZYG, CBL und NASL (Abb. 5) geht ebenfalls eine Merkmalsprogression bzw. Ausbreitungsrichtung vom ostmediterranen in den westmediterranen Raum hervor. In allen Phylogrammen sind Populationen aus Kleinasien in der Stammgruppe enthalten. Dies spricht für Kleinasien als primäres Radiationszentrum.

Da die geringe Anzahl kompatibler Merkmale in den cliques 1–5 wahrscheinlich auf häufig erfolgter Parallelevolution oder reversibler Evolution beruht, habe ich versucht, aus den Phylogrammen 1–4, die (im Gegensatz zu Abb. 5) *Mus spretus* als geschlossene Gruppe abgrenzen und die phänetische Ähnlichkeit besser widerspiegeln (Abb. 9–11), ein weiteres Phylogramm zu konstruieren. welches aufgrund der vermehrten Anzahl von Merkmalen eine detailliertere Auflösung in ursprüngliche und abgeleitete Gruppen zuläßt (Abb. 6).

Es handelt sich dabei nicht um eine nach dem Parsimonitätsprinzip aufgestellte Lösung, bei der die Anzahl der erforderlichen Evolutionsschritte minimal ist, wie aus dem Vergleich mit einem nach dem „principle of parsimony" aufgestellten „Prim-Network" (Abb. 7) hervorgeht. Unter Beibehaltung der topologischen Strukturen und bei Verwendung der zur Konstruktion der Phylogramme 1–4 benutzten Merkmale sind in Abb. 6 zwar nur zweidrittel soviele Evolutionsschritte (18 anstelle von 26) nötig wie in Abb. 7, unter Verwendung sämtlicher Merkmale der Datenmatrix aus Tab. 3 jedoch etwa doppelt

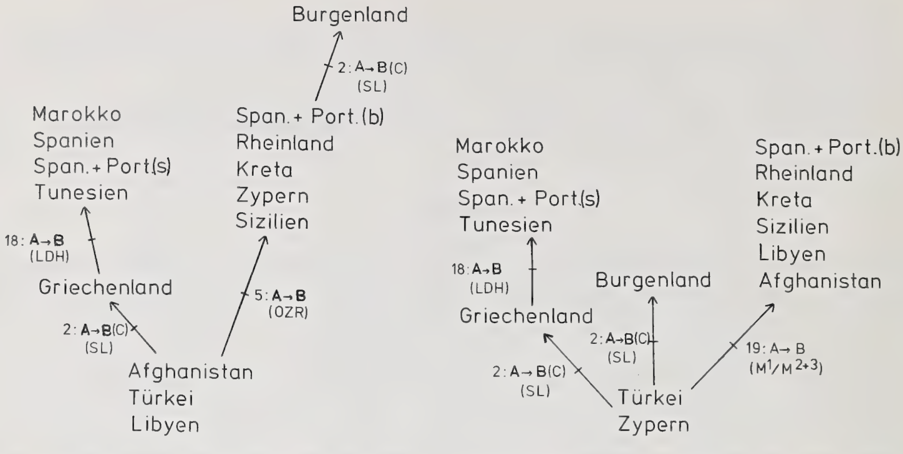


Abb. 1. Phylogramm zu Clique 1 mit den Merkmalen LDH, SL und OZR

Abb. 2. Phylogramm zu Clique 2 mit den Merkmalen LDH, SL und M^1/M^{2+3}

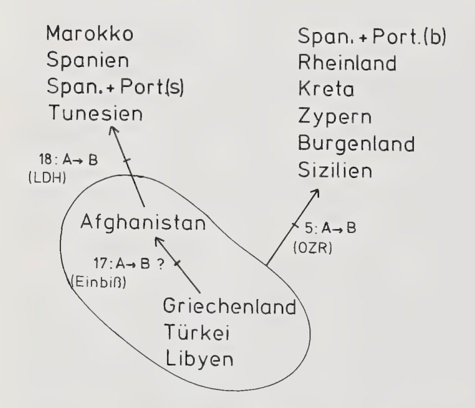


Abb. 3. Phylogramm zu Clique 3 mit den Merkmalen LDH, OZR und Einbiß

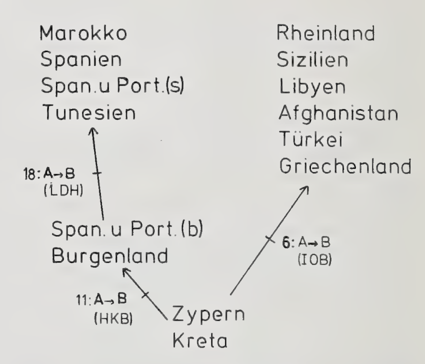


Abb. 4. Phylogramm zu Clique 4 mit den Merkmalen LDH, HKB und IOB

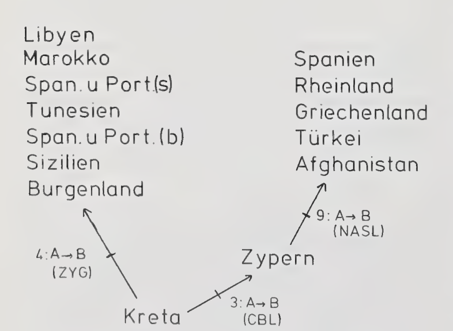


Abb. 5. Phylogramm zu Clique 5 mit den Merkmalen ZYG, CBL und NASL

soviele (65 anstelle von 38). Hier kommt ebenfalls gut zum Ausdruck, daß Parallel- und möglicherweise auch reversible Evolution ein häufiges Ereignis während der Phylogenie der mediterranen Hausmäuse gewesen sein müssen.

In dem Prim-Network der Abb. 8, das mit Hilfe der untransformierten Datenmatrix errichtet wurde, werden zwischen die Populationen von Türkei, Afghanistan und Griechenland die Populationen von Kreta und Zypern eingeschaltet, wodurch die „geographische Geschlossenheit“ auf dem Netzwerk vergrößert wird.

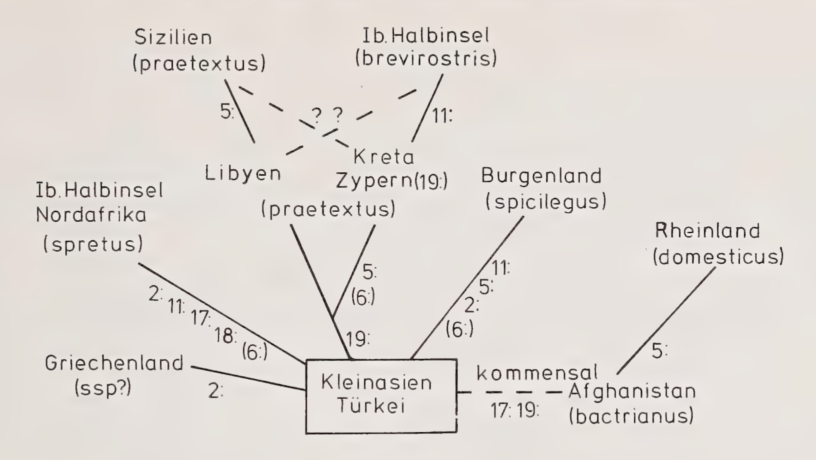


Abb. 6. Aus den Phylogrammen 1–4 unter Berücksichtigung möglicher Parallel- und reversibler Evolution rekonstruiertes Ausbreitungsschema. Merkmalsübergänge sind als Zahlen eingezeichnet, „reversals" durch Einklammern kenntlich gemacht

Abb. 7 (oben). „Prim-network" zu der „common equal primitive" transformierten Datenmatrix

Abb. 8 (rechts). „Prim-network" zu der Datenmatrix aus ENGELS (1980)

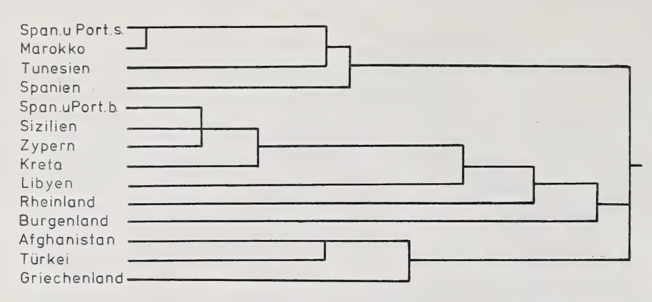


Abb. 9. Phänogramm für die mittels einer „single linkage" Clusteranalyse gruppierten Hausmauspopulationen

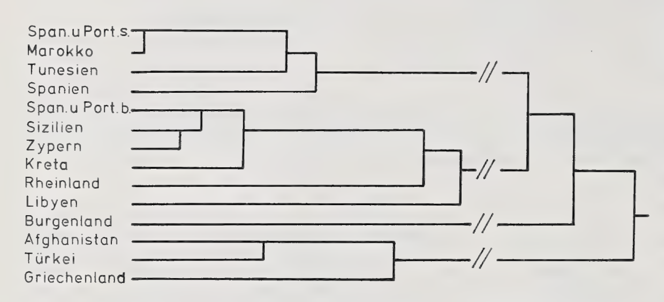


Abb. 10. Phänogramm für die mittels einer „complete linkage" Clusteranalyse gruppierten Hausmauspopulationen

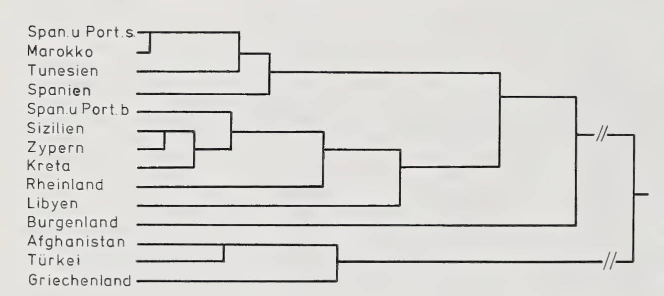


Abb. 11. Phänogramm für die mittels einer „average linkage" Clusteranalyse gruppierten Hausmauspopulationen

Weiterhin kann aus den Abb. 6–8 im Gegensatz zu den Phänogrammen in Abb. 9–11 auf eine nähere verwandtschaftliche Beziehung zwischen den Hausmäusen aus der Türkei und Afghanistan und den kommensalen Hausmäusen aus dem Rheinland geschlossen werden. Der nicht in die Analyse aufgenommene *M. m. abbotti* ähnelt in den Schädelmaßen der *praetextus* Population aus der Türkei, entspricht in den oberen Zahnreihenlängen allerdings mehr *M. m. brevirostris.* Hier kommt ebenfalls die Möglichkeit einer näheren verwandtschaftlichen Beziehung zwischen kommensalen Formen Westeuropas und Asiens zum Ausdruck, wie sie auch von Zimmermann (1949) angenommen werden.

Diskussion

Die Gültigkeit der mit Hilfe des Computerprogrammes „Clinch" aufgestellten Hypothesen hängt entscheidend davon ab, ob die Festlegung der Merkmalspolaritäten der historisch korrekten, phylogenetischen Merkmalsprogression entspricht. Geographische und fossile Daten bilden hierfür häufig das geeignete Testmaterial. Ich möchte deshalb nun überprüfen, ob die mit Hilfe morphologischer Daten gewonnenen Ergebnisse sich auch durch Fossildaten belegen lassen:

Nach Reichstein (1978) gibt es erste sichere fossile Nachweise der Hausmaus für Europa aus dem frühen Mittelpleistozän (vor ca. 500 000 Jahren) aus Kalkschlämmen in Ungarn (Jánossy 1961). Aus dem Mittelpleistozän (Latomi 1) von Chios (Storch 1975) und aus etwa zeitgleichen Ablagerungen vom griechischen Festland (van der Weerd 1973) sind ebenfalls Hausmäuse bekannt. Für das östliche Mittelmeergebiet (Oumm-Höhle in Israel) beschreibt Tchernov (1968) Hausmäuse aus dem Acheuléen (Mindel-Riß-Interglazial, 150 000 Jahre alt). Ebenfalls aus dem mittleren Pleistozähn und dem Jungpleistozän (das jedoch bis 10 000 v. Chr. reicht) stammen Funde der Hausmaus von Kreta (Kuss und

Misonne 1968), Zypern (van der Weerd 1973) und aus Marokko (Jaeger 1970; Jaeger und Martin 1971).

Aus Italien (Pasa 1953), von Malta (Storch 1970), von Mallorca (Uerpmann 1969, 1976), aus S-Spanien, Mittelportugal (Storch und Uerpmann 1969, 1976) sowie aus Norddeutschland (Reichstein 1974) sind jedoch nur holozäne Funde der Hausmaus, vorwiegend ab der Bronzezeit, bekannt.

Eine zeitlich geographisch feststellbare Ost-Westkorrelation in den Fossilfunden im Mittelmeergebiet und die große Spanne zwischen dem ersten, ungarischen und den mediterranen Funden deuten an, daß die Hausmaus wahrscheinlich (in mehreren Wellen) von Asien aus vorgedrungen ist. Nach Phylogramm 6 und dem „Prim-Network" in Abb. 8 kommt eine Abstammung der ungarischen Hausmäuse von kleinasiatischen oder griechischen Formen in Betracht. Es ist aber anzunehmen, daß nähere Verwandschaft mit rumänischen, bulgarischen, südjugoslawischen und ukrainischen Hausmäusen besteht, bei denen ebenso wie bei dem ungarischen *spicilegus* ein Anlegen von Vorratshügeln beschrieben wurde (Festetics 1961). Da die Hausmäuse aus diesen Gebieten jedoch morphologisch nicht untersucht wurden, muß eine Entscheidung darüber abgewartet werden. Schließlich kommt für eine phylogenetische Rekonstruktion erschwerend hinzu, daß aufgrund eiszeitlicher Klimaschwankungen eine mehrfache Besiedelung der ungarischen Tiefebene erfolgt sein muß. Die frühen Fossilfunde im östlichen Mittelmeerraum lassen auf eine Einwanderung von Kleinasien aus in das Mittelmeergebiet schließen, was den morphologischen Ergebnissen entspricht. Das frühe fossile Auftreten der Hausmaus in Nordafrika sowie eine bei rezenten *Mus spretus* erkannte, genetische Isolation gegenüber *Mus musculus* (Pelz und Niethammer 1978) sind Anzeichen dafür, daß der südmediterrane Raum früher besiedelt wurde als zentral- und nordmediterrane Gebiete. Aus der Abfolge der Fossilfunde geht deshalb ebenfalls wie aus den morphologischen Daten hervor, daß das Mittelmeergebiet in mehreren Linien von Kleinasien aus besiedelt wurde.

Weitere Einzelheiten lassen sich jedoch kaum anhand der vorliegenden Daten ableiten, da sich während der Analyse auch gezeigt hat, daß Parallel- und reversible Evolution anscheinend während der Ausbreitung ein häufiges Ereignis gewesen sein müssen.

Abschließend soll auf einen möglichen Zusammenhang zwischen der Ausbreitung der Hausmaus und der Ausbreitung des Ackerbaues nach Europa hingewiesen werden: Die Besiedelung Europas durch Bauernstämme hat nach Waterbolk (1968) zwischen 6000 und 3000 v. Chr. stattgefunden und mit einer Einwanderung von Kleinasien aus nach Griechenland begonnen. Nach einer Besiedelung der ungarischen Tiefebene, Teilen Südjugoslawiens, Rumäniens, Bulgariens und Süditaliens um 5000 v. Chr. haben sich ackerbaubetreibende Völker um 4500 v. Chr. auf der Iberischen Halbinsel ausgebreitet. Etwa zeitgleiche Nachweise von Hausmäusen in Süditalien und auf der Iberischen Halbinsel lassen vermuten, daß infolge nacheiszeitlicher Klimaverbesserungen sowie der Entstehung von Kultursteppen eine Ausbreitung bzw. Einschleppung der Hausmaus in westmediterrane Gebiete ermöglicht wurde.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. J. Niethammer, Zoologisches Institut Bonn, sei für die Durchsicht des Manuskripts herzlich gedankt. Dem DAAD und Herrn Prof. Dr. Pato de Carvalho des Zoologischen Institutes in Coimbra möchte ich für finanzielle Unterstützung sowie die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes im Rahmen eines wissenschaftlichen Austausches danken.

Zusammenfassung

Eine morphologische Untersuchung zur Ausbreitungsgeschichte von mediterranen Hausmäusen anhand von 14 Hausmauspopulationen aus dem Mittelmeergebiet, Kleinasien und Afghanistan und mit Hilfe von „Compatibility-Analysis", „Prim-Networks" und hierarchischen Cluster-Verfahren läßt darauf schließen, daß die Besiedlung des Mittelmeerraumes in mehreren, getrennten Linien erfolgt ist. Es führt wahrscheinlich je eine Abstammungslinie zu den freilebenden griechischen Hausmäusen,

Mus spretus aus Nordafrika und von der Iberischen Halbinsel, den halbkommensalen und kommensalen Hausmäusen des Mittelmeergebietes und eine entferntere Linie (vielleicht über ukrainische Hausmäuse) zu dem südosteuropäischen *Mus musculus spicilegus*. Weiterhin gibt es Hinweise dafür, daß eine Ausbreitung in den westlichen Mittelmeerraum parallel zu einer Ausbreitung von Bauernkulturen in dieses Gebiet infolge postglazialer Klimavebesserungen und der Entstehung von Kultursteppen erfolgte.

In der morphologischen Analyse ist zum Ausdruck gekommen, daß Parallel- und reversible Evolution wahrscheinlich während der Ausbreitung häufig erfolgt sind.

Literature

Bonhomme, F.; Britton-Davidian, J.; Thaler, L.; Triantaphyllidis, D. (1978): Sur l'existence en Europe de quatre groupes de souris (genre *Mus* L.) du rang espèce et semi-espèce, démontré par la génétique biochimique. C. R. Acad. Sc. Paris **287**, sér. D. 631–633.

Britton, J.; Thaler, L. (1977): Evidence for the presence of two sympatric species of mice (Genus *Mus* L.) in southern France based on biochemical genetics. Biochem. Gen. **16**, 213–225.

Cristaldi, M.; Federici, R. (1980): Conseguenze Storico-Evolutive del Commensalismo del Toplino delle Case *Mus musculus* con la Specie Umana. Milano: Unicopli.

Engels, H. (1979): Das postnatale Schädelwachstum bei der Hausmaus *Mus musculus* L., und bei zwei verschieden großen Unterarten der Feldmaus *Microtus arvalis Pallas*, 1779. Gegenbauers morph. Jb. **125**, 218–237, 324–348, 550–571.

Engels, H. (1980): Zur Biometrie und Taxonomie von Hausmäusen (Genus *Mus* L.) aus dem Mittelmeergebiet. Z. Säugertierkunde **45**, 366–375.

Estabrook, G. F.; Strauch, L. G. Jr.; Fiala, K. (1977): An application of compatibility analysis to the Blackith's data on orthopteroid insects. Syst. Zool. **26**, 269–276.

Estabrook, G. F.; Meacham, C. A. (1979): How to determine the compatibility of undirected Character State Trees. Mathematical Biosciences **46**, 251–256.

Farris, J. S. (1970): Methods for Computing Wagner Trees. Syst. Zool. **19**, 83–92.

Festetics, A. (1961): Ährenmaushügel in Österreich. Z. Säugetierkunde **26**, 113–125.

Hennig, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. Berlin: Deutscher Zentralverlag.

Jaeger, J. J. (1970): Découverte au Jebel Irhoud des premières faunes de rongeurs du Pleistocène infèrieur et moyen du Maroc. C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci. Paris **270**, D, 920–923.

Jaeger, J. J.; Martin, J. (1971): Découverte au Maroc des premiers micromammifères du Pontien d'Afrique. C. R. Acad. Sci. Paris **272**, 215–218.

Jánossy, D. (1961): Die Entwicklung der Kleinsäugetierfauna Europas im Pleistozän (Insectivora, Rodentia, Lagomorpha). Z. Säugetierkunde **26**, 40–50.

Kuss, S. E.; Misonne, X. (1968): Pleistozäne Muriden der Insel Kreta. N. Jb. Geol. Palaeont. Abh. **132**, 55–69.

Mather, P. M. (1976): Computational methods of multivariate analysis in physical geography. London: John Wiley and Sons.

Pasa, A. (1953): Primi resultati dell'indagine paleontologica sui materiali scavati nelle grotte di S. Cassiano (Colli Iberici-Vicenza). Ann. Univ. Ferrara-Nuova serie Sez. 9 Scienze Geologiche e paleontologiche, Fasc. I. 169–183.

Pelz, H.-J.; Niethammer, J. (1978): Kreuzungsversuche zwischen Labor-Hausmäusen und *Mus spretus* aus Portugal. Z. Säugetierkunde **43**, 302–304.

Reichstein, H. (1974): Bemerkungen zur Verbreitungsgeschichte der Hausratte (*Rattus rattus* L.) an Hand jüngerer Knochenfunde aus Haithabu (Ausgrabung 1966–1969). Heimat (Neumünster) **83**, 1–4.

Reichstein, H. (1978): *Mus musculus* Linnaeus, 1758 – Hausmaus. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Hrsg. van J. Niethammer und F. Krapp. Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft.

Schwarz, E.; Schwarz, H. K. (1943): The wild and commensal stocks of the house mouse, *Mus musculus* L., J. Mammalogy **24**, 59–72.

Storch, G. (1970): Holozäne Kleinsäugerfunde aus der Ghar Dalam-Höhle, Malta. Senckenbergiana biol. **51**, 135–145.

Storch, G. (1975): Eine mittelpleistozäne Nager-Fauna von der Insel Chios, Ägäis. Senckenbergiana biol. **56**, 165–189.

Storch, G.; Uerpmann, H. P. (1976): Die Kleinsäuger Knochen vom Castro do Zambujal. In: Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel. Hrsg. von J. Boessneck und A. v. d. Driesch. München, Bd. 5, 130–138.

Tchernov, E. (1968): Succession of rodent faunas during the upper pleistocene of Isreal. Mammalia depicta. Hamburg und Berlin: Paul Parey.

Uerpmann, H. P. (1970): Die Tierknochenfunde aus der Talayot-Siedlung von S'illot (San Lorenzo/Mallorca) Diss. München.

Van der Weerd, A. (1973): Rodentia from pleistocene fissure filling near Athens. Proceedings K. Ned. Akad. Wet. (Phis. Sci.) **76**, 148–166.
Waterbolk, H. T. (1968): Food production on prehistoric Europe. Science **162**, 1093–1102.
Zimmermann, K. (1949): Zur Kenntnis der mitteleuropäischen Hausmäuse. Zool. Jb. (Syst.) **78**, 302–322.

Anschrift des Verfassers: Dr. Horst Engels, Departamento de Zoologia, Universidade de Coimbra, Portugal

Age determination and mortality of the nutria *(Myocastor coypus)* in Maryland, U.S.A.[1]

By G. R. Willner, K. R. Dixon, and J. A. Chapman

Appalachian Environmental Laboratory, Center for Environmental and Estuarine Studies, University of Maryland

Receipt of Ms. 10. 6. 1982

Abstract

Male and female nutria were collected from the eastern shore of Maryland between 1974 and 1977. Data on body measurements from these animals were used to develop models to determine the ages of nutria. These age estimates then were used to construct a life table for the nutria population. The measurements utilized to age nutria included body lengths, body weights, tooth eruption, and hind foot lengths. The tooth eruption techniques permitted separation of nutria into distinct age classes. Eighty percent of the nutria were classified as two years old or younger.

Three models were compared to determine the age of nutria by body measurements. The model of best fit was $Y = (Y_{max} - Y_o)(1 - e^{-bt}) + Y_o$ where Y_{max} and Y_o are the maximum and minimum values of the dependent variable respectively, and t is the age. Based on various validation analyses, this model accurately predicted age by body length and hind foot length. An age distribution for males and females measured and released in the field was calculated. Females collected in year 1975 were used to construct a mortality schedule. Eighty percent mortality occurred in the first year of life, declining slightly in age class 2 and 3.

Introduction

There has never been a definitive study on the population dynamics and age structure of nutria *(Myocastor coypus)* populations. The reason for this has been attributed to the lack of adequate techniques for the determination of age of nutria in the field. Two recent papers have shown that a relationship between body weight and age does exist (Dixon et al. 1979; Willner et al. 1980). The purpose of this study is to present data on age-specific body weights, hind foot lengths and body lengths of male and female nutria for the development of a model that can be used to predict age by body measurements, and to develop a life table for Maryland nutria.

[1] Contribution Number 1360 – AEL of the University of Maryland, Center for Environmental and Estuarine Studies, Appalachian Environmental Laboratory. Financial support for this study was provided in part by the Federal Aid to Wildlife Restoration Act for Maryland W–49–R. Computer support was provided by the University of Maryland Computer Science Center.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4801-19 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 19–34

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Age determination and growth

Several body measurement criteria have been used to determine the age of nutria. ALIEV (1965) described in detail the growth and development of ranch nutria from birth to six years of age. Included in the discussion is a description of molar eruption and wear that can be used to age nutria. BROWN (1975) determined the age of nutria by arbitrary body size and pelage characteristics. Juvenile pelage was wooly in appearance and the animals weighed less than 1.25 kg. Subadults weighed between 1 and 4.25 kg and the pelage was in the process of moulting. Adults weighed 4.0 to 8.0 kg, with females weighing a maximum of 7.5 kg. ADAMS (1956) classified animals with a hind foot length of 10.9 cm from heel to claw to be less than three months old (immatures); a 11.2–12.4 cm length to be three to five months old (subadult); and 12.7 cm length to be more than five months (adults).

Several methods of determining the pattern of body growth with respect to age are possible: 1. individual animals kept in captivity can be weighed and measured at successive time intervals; 2. animals can be marked as juveniles and recaptured several times throughout their lifespan and weighed and measured at each capture; 3. individual animals can be captured, weighed and aged at the same time. Advantages and disadvantages of each of these methods were outlined in WILLNER et al. (1980). These authors developed a method of determining body growth by capturing nutria twice and avoiding sacrificing the animal for age determination purposes. The predictive model used to determine the weight gain pattern of nutria was:

$$W = (W_{max} - W_o)\,(1 - e^{-bt}) + W_o \qquad (1)$$

where W_{max} is the maximum value of weight of a nutria, b is obtained from the regression and W_o is the initial weight at birth, 227.36 g.

This model was compared with two other models of body measurements as a function of age; the model of best fit then was used to estimate the age of nutria collected in the field. The resulting age distribution was used to calculate a life table for the nutria population (see WILLNER [1982] for a detailed review of other aspects of nutria biology).

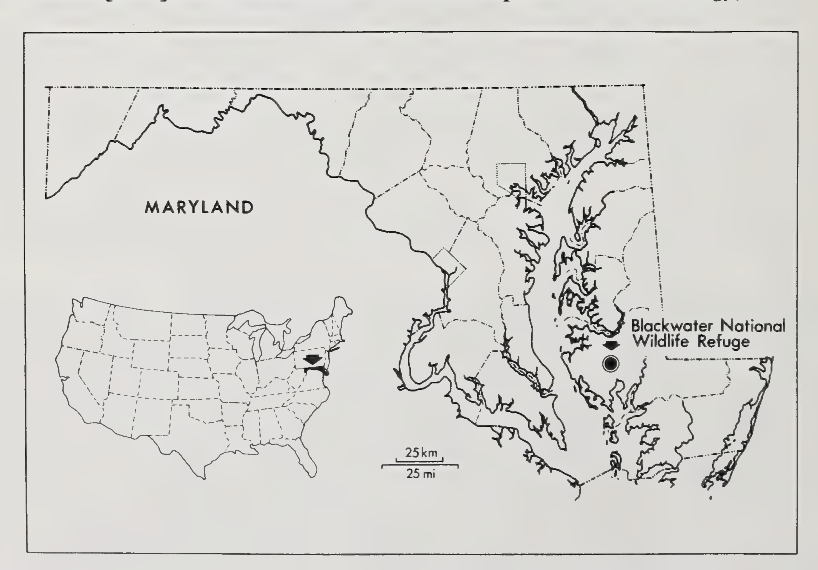


Fig. 1. Map showing the location of the Blackwater National Wildlife Refuge located in Dorchester County, on the eastern shore of Maryland U.S.A.

Study area

The study area is located on a brackish marsh at Blackwater National Wildlife Refuge and surrounding state-owned land at Fishing Bay in Dorchester County, Maryland (latitude 38°, 26′, longitude 76°, 08′, elevation 0 to 2 m) (Fig. 1). Situated within the coastal plain of Maryland, the refuge is composed of 70 % open water and marshland, 20 % wooded areas and 10 % of agricultural fields. The dominant tidal marsh plants present are the three square rush *(Scirpus olneyi)*, salt reed grass *(Spartina cynosuroides)* and narrow leaf cattail *(Typha angustifolia)*. Loblolly pine *(Pinus taeda)* grows in the sandy soil. Corn *(Zea mays)* and soybeans *(Glycine max)* are produced in alternate years. The refuge is divided into twelve management units that are leased to fur trappers during the commercial trapping season which runs from January to March, and occasionally includes the month of April. In addition to nutria, muskrat *(Ondatra zibethicus)*, fox *(Vulpes vulpes)* and otter (*Lutra canadensis)* are trapped on the refuge.

Feral nutria have lived in the wetlands of the eastern shore of Maryland since the early 1940's. The population on the refuge reached nearly 4000 in 1975 before it was decimated by the 1976–77 winter. The mean temperature in January 1977 was below 0 °C for several days and the annual snowfall was double that of the previous two years. The history of the population has been documented by Willner et al. (1979).

The climate of the study area was generally humid, subcontinental with an average of 109 cm of annual precipitation including 38 cm of snowfall. Winters are usually mild and temperatures rarely go below −4.5 °C. Summer temperatures above 35 °C are not uncommon. Nonetheless, the nutria must be considered as being at their extreme northern range on the east coast of North America. This was demonstrated by the decimation of the population during the winter of 1976–77.

Methods and materials

Animal collection

Animals for this study were collected between the years 1974 and 1977. A total of 604 nutria carcasses were collected for necropsy. Nutria were weighed on an autopsy scale and body measurements were recorded. Attempts were made to collect nutria for each month of the year. During the trapping season, animals were obtained from trappers. In other months, animals were trapped with leg-hold traps, sacrificed and returned to the laboratory. In addition, a total of 544 animals were tagged, measured, and released in the field during the study period. One hundred and forty-nine of these 544 animals were trapped and returned to the laboratory where they were frozen and necropsied. The sample of 604 includes these tagged animals obtained from trappers.

Sex determination

Sex of adult nutria was determined by external genitalia (Maurice 1931; Ehrlich 1958). The female genitals consist of a vaginal orifice and a prominent papilla. The vaginal orifice is below but contiguous to the urinary papilla. The external genitalia of the male nutria consists of a penis, prepus, and a glans penis which contains an os baculum. The penis lies about 5 mm above the anal area.

Age determination

Age of nutria were determined by the tooth eruption and wear of molars as described by Aliev (1965). All skulls were examined at the same time and placed in age categories from six months to six years. This procedure reduced the error caused by placing them in the wrong age category, particularly the older age groups (2 + years).

Skulls originally classified as six months were further divided by the length of the maxillary tooth row (LMR); skulls with LMR of less than 17 mm were placed in age category .25 years; LMR of 17 to 23 mm in age category .50 years; and LMR of greater than 23 mm in age category .75 years. Lengths of the maxillary tooth row were obtained by the number of molars present in young animals. By the time nutria have reached their first birthday, all four molars have erupted and examination of tooth wear is subjective. Old animals exhibit extreme wear, particularly around the first and second molar.

Field studies

Nutria were tagged and released during a population estimation study between 1974 and 1977 (Willner et al. 1979). Since the reward system for obtaining nutria "in-the-round" was not initiated until 1975, not all animals could be used for necropsy. Of the 247 recovered, 149 were acquired for laboratory study. For most animals handled in the field, body measurements, weights, location, method of capture, extent of injury, parasite load, and sex were recorded.

Statistical analysis

Data analysis

Data were analyzed using programs from the Statistical Package for Social Sciences (SPSS) and the Biomedical Package (BMD). Male and female data were analyzed separately.

Regression analysis

Nonlinear least square regression models were fitted to the data, with age as the independent variable. Three models were compared using body length, body weight and hind foot length as the dependent variables. In the nonlinear form, the models are:

1) $Y = (Y_{max} - Y_o)(1 - e^{-bt}) + Y_o$
2) $Y = a\,10^{b/(t+c)}$
3) $Y = a\,t^b$

where Y is the dependent variable (body length, weight, hind foot length)
t is the independent variable (age)
Y_{max} is the theoretical maximum value that the dependent variable can obtain
Y_o is the value of the dependent variable at birth
a, b and c are constants
Model number 1 is the model developed and used to obtain body weight gain patterns in Dixon et al. (1979) and Willner et al. (1980). Model number 2 is a modification of a model used by Dudzinski and Mykytowycz (1961). According to (Gosling et al. 1980) the constant c should equal the gestation length of the animal. Length of the gestation for the nutria is 4.34 months. Higher values for r^2, the coefficient of determination, were obtained in this study when the constant c was set at zero. Model number 3 was taken from Sokal and Rohlf (1969). This model is known as the allometric growth curve and used to describe "organisms where the ratio between increments in structures of different size is relatively constant, producing a relatively great increase of one variable with respect to the other on a linear scale" (Sokal and Rohlf 1969 : 478). These models describe the relationship between body measurements and age of nutria.

Comparison of non-linear models

The three non-linear models were compared by the chi-square analysis: (Freund 1971)

$$F = \frac{\chi_1^2/DF}{\chi_2^2/DF}\ .$$

If no significant difference was found between models, the model of best fit was determined by the lowest mean residual sum of squares found in the regression analysis.

Validation and verification

The model of best fit was validated on a separate set of data not used in the original analysis. Methods used to validate the model of best fit included graphical techniques as well as two statistical tests: the paired t-test and determining whether the slope in a regression of predicted or observed values is significantly different from 1.

The paired t-test used was presented by Law (1979): where $\bar{x}_i$ was the mean of the observation for each age class i for each body measurement and Y was the observation for the predictive set of the data. The test statistic used was:

$$\bar{d}\,(n) = \Sigma\, d_i / n \qquad (2)$$

where d is the difference between the observed ($\bar{x}$) and predictive (Y) value, and n is the size of the sample. The variance was

$$S_d^2\,(n) = \Sigma\,(d_i - \bar{d}(n))^2/(n-1) \tag{3}$$

A confidence interval around d (n) was calculated as:

$$\bar{d}(n) \pm t(n-1,\; 1-\alpha/2) \cdot \sqrt{S_d^2\,(n)/n} \tag{4}$$

where t is the value from a t table. The model is considered validated when the confidence interval includes zero.

To determine if the slope of the regression was significantly different from 1.0, the test statistic used was (SOKAL and ROHLF 1969: 424):

$$t_s = (b-1)/s_b \tag{5}$$

where

$$s_b = \sqrt{s_{Y \cdot X}^2/\Sigma X^2}$$

Weighting of measurement variables

A weighted average of the variables used for age determination was obtained using the inverse of the residual mean squares obtained from the regression analysis as a weighing factor (SOKAL and ROHLF 1969: 178).

$$\overline{St} = \frac{\Sigma w_i St_i}{\Sigma w_i} \tag{6}$$

where, St, the variable, is weighted by the factor w (the inverse mean residual sum of squares). Weighting was done to place more emphasis on the measurement with the least variability in the data.

Age determination of field animals

Male and female nutria with hind foot measurements, body weights, and/or body lengths were aged with the model of best fit, using the parameters from the non-linear regression. The three calculated ages were then weighted as described above and an average value recorded for each nutria. These animals were then combined with animals aged by the tooth eruption method (ALIEV 1965) and used to determine mortality schedules.

Mortality schedule

Mortality rates of the Maryland nutria population were determined by constructing a life table based on age-specific death rates. A life table was produced based on the methods and assumptions as stated by CAUGHLEY (1977). The method takes into consideration that nutria produce at a birth flow rather than at a birth pulse (reproduction at a particular season) (CAUGHLEY 1977: 92).

. . . "the age distribution is calculated at the birth pulse for a population with a stable age distribution and known rate of increase. The frequency of the zero age class is calculated from the fecundity rates. Each age frequency is multiplied by e^{rx} and then divided by the number in the zero age class to give a table of l_x (the probability of surviving)." . . .

The rate of increase, r, can be calculated from population estimates for two years or more. The formula for this is from CAUGHLEY (1977: 109):

$$r = \frac{\Sigma Nt - (\Sigma N)\,(\Sigma t)/n}{\Sigma t^2 - (\Sigma t)^2/n} \tag{7}$$

where N is the density estimate transformed to natural log; n is the number of estimates and t is the time units of one year. For this paper, "r" was calculated using population estimates for 1974 and 1975 from Unit B of Blackwater National Wildlife Refuge (WILLNER et al. 1979: 24, Table 8).

This method assumes that animals used in the study were taken from its summer and winter range; that the animals were not killed by a disaster (i.e. flood); that the age distribution is stable; that the sample is composed of at least 150 animals; and that no age class is selected for (or against) due to some behavior difference. The method also requires that the sample should be collected within a short time frame.

Little information is available for constructing life tables for birth flow populations. CAUGHLEY (1977) noted that the method for preparing a life table as stated above would be invalid if the "birth flow population with a zero rate of increase has a stable age distribution equivalent to an ℓ_x schedule beginning from an age of half a year" (CAUGHLEY 1977). To adjust for the birth flow population the ℓ_x schedule was computed by averaging ℓ_x for two years (DEEVEY 1964)

$$L = \frac{\ell_x + \ell_{x+1}}{2}$$

A mortality schedule was constructed from females collected in 1975.

Results

Tooth eruption and wear

Based on tooth eruption and wear eight distinct age classes were apparent in Maryland (Table 1). This technique has been used by several investigators (Schitoskey 1972; Dixon et al. 1979; Willner et al. 1979; Willner et al. 1980). Unfortunately the technique can be used only on animals which have been killed. Another problem with this method is that the skulls are often crushed by trappers, making them useless for aging purposes. Of the 604 nutria collected, 164 (27 %) were not useable. The method of age determination described herein could be used with greater precision if known age animals are available.

Table 1

Age distribution of Maryland nutria as determined by tooth eruption and wear (Aliev 1965)

Age (years)	Number	Percent
Fetus	2	0.45
0.5*	130	29.55
1	69	15.68
2	181	41.14
3	45	10.23
4	11	2.50
5	1	0.23
6	1	0.23
TOTAL	440	100.00

*includes animals of age class 0.25, 0.50 and 0.75

Age determination by body measurements

The use of body measurements for age determination in mammals has been suggested for a wide array of taxa (Sanderson 1961; Hill 1971). The purpose of this section is to develop a model using body weight, body length and hind foot length in combination for estimating ages of nutria. Three different models were tested, keeping sexes separate.

Body measurements

Various body measurements of male and female nutria were recorded from animals collected for necropsy and from animals trapped and released in the field. Body weights of nutria were recorded in grams. Animals that were pelted were not weighed. Body lengths were measured from the tip of the nose to the base of the tail. Measurement of the tail was recorded but not considered as a suitable method for age determination since a number of animals had lost a major portion of their tail due to frostbite injury. The third measurement used was hind foot length taken from the tip of the claw to the heel. No animals with frostbite injury to the feet were included in the analysis, particularly those collected during the winter of 1976–77 (see Willner et al. 1979 : 29 Fig. 18).

Mean values of body measurements increase with age in both the male and female nutria (Figs. 2–4). A dramatic increase is obvious in animals less than one year of age. For males, the smallest hind foot measured was 59 mm; the largest was 156 mm. For females the smallest and largest foot measured was 70 mm and 142 mm, respectively. The range of the body lengths measured varied between 189 mm to 727 mm in males and 305 mm to 600 mm in females. Body weights of males ranged from 167 g to 8690 g; females weighed from 624 g to 7343 g. Hind foot lengths and body lengths of females less than 0.75 years of age had consistently higher mean values than the males with the same measurements. This

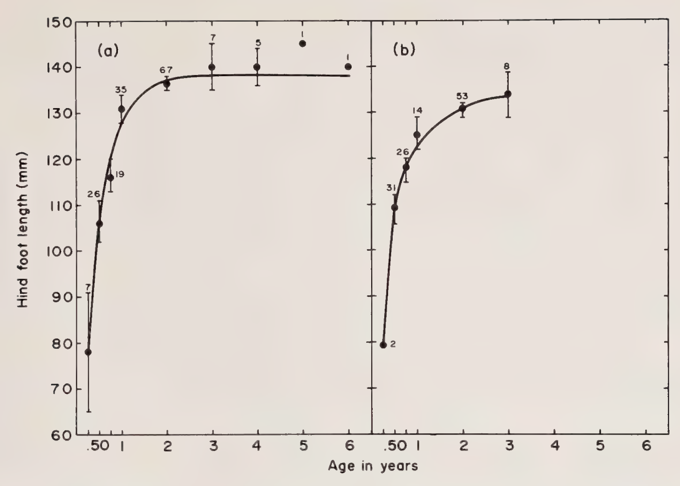


Fig. 2. Predicted and observed hind foot lengths by age of feral male and female nutria from Maryland. Error bars are 95 % confidence intervals. Sample sizes are shown. Predicted hind food lengths are represented by curve. (a) males; (b) females

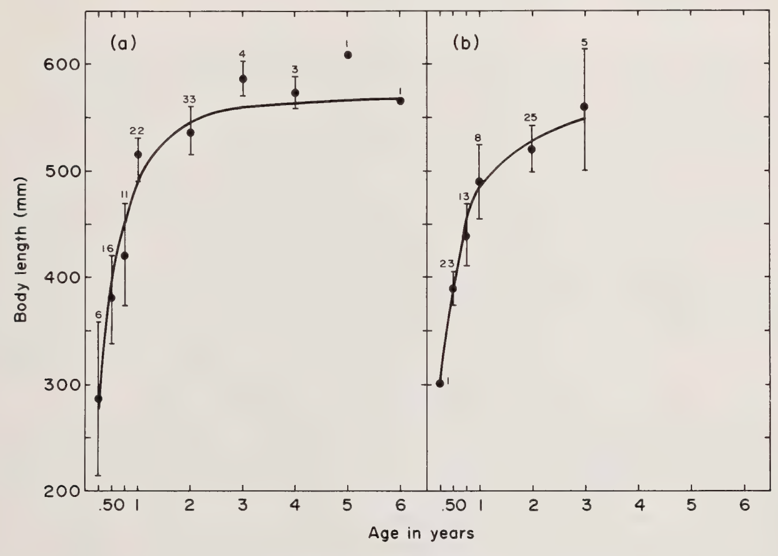


Fig. 3. Predicted and observed body lengths by age of feral male and female nutria from Maryland (a) males; (b) females

also occurred in female body weights for ages 0.50 and 0.75. However, the trend reversed for animals one year and older and males maintained consistently higher mean values than the females. Results of t-test analysis indicate no significant differences between the body measurements by sex and age until the animals are over one year of age.

Non-linear regressions

A total of nine non-linear least squares regressions were performed. The regression required that initial values of parameters be included for each model. These values were obtained from linear least squares regression analysis. Pair-wise comparisons of the models

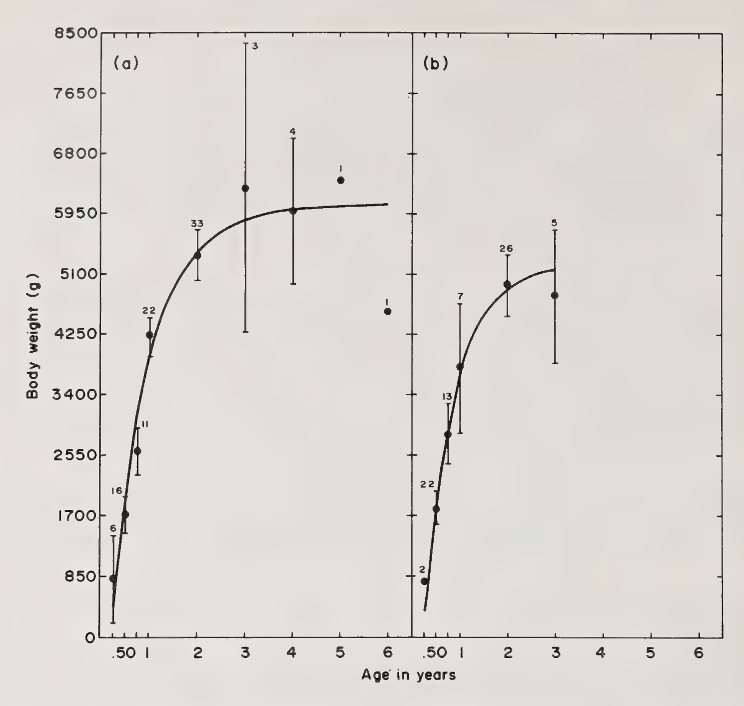


Fig. 4. Predicted and observed body weights by age of feral male and female nutria from Maryland (a) males; (b) females

Table 2

Comparison of the non-linear models by chi-square analysis (Freund 1971)

	Hind Foot Length *F Value	Hind Foot Length Significance	Body Length F Value	Body Length Significance	Body Weight F Value	Body Weight Significance
Male						
Model 1 vs. Model 2	1.15	NS	1.02	NS	1.02	NS
Model 1 vs. Model 3	1.75	$P < 0.05$	1.19	NS	3.14	$P < 0.05$
Model 2 vs. Model 3	1.51	$P < 0.05$	1.17	NS	3.08	$P < 0.05$
Female						
Model 1 vs. Model 2	1.13	NS	1.07	NS	1.03	NS
Model 1 vs. Model 3	1.31	NS	1.05	NS	1.30	NS
Model 2 vs. Model 3	1.17	NS	1.02	NS	1.26	NS

Model 1) $Y = (Y_{max} - Y_o)(1-e^{-bt})+Y_o$

Model 2) $Y = a10^{b/(t+c)}$

Model 3) $Y = at^b$

NS = not significant

* $(F = \frac{\chi_1^2/DF}{\chi_1^2/DF}),\ \chi_1^2 > \chi_2^2$

were made for both males and females on each independent variable by chi-square analysis (Table 2). In cases where there was no significant difference between models, the model of best fit was selected based on the lowest mean residual sum of squares as derived from the formula:

$$\text{MRSS} = (\text{residual sum of squares}) / (N - K)$$

where the sum of squares is (observed-predictive)^2, N is the number of animals in the sample and K is the number of parameters used in the non-linear model. Table 3 summarizes the values obtained from the mean residual sum of squares for each model for

Table 3

Mean residual sum of squares obtained from the non-linear regression for 3 models

	Model 1	Model 2	Model 3
Male			
Hind foot length	66.34	68.45	105.44
Body length	4300.30	4316.96	4975.94
Body weight	68691.40	706846.30	1148575.00
Female			
Hind foot length	45.86	44.62	55.87
Body length	2104.50	2091.95	2197.90
Body weight	760393.50	773509.40	921494.80

three measurements. To keep the method of aging field animals consistent, only one model was selected as the model of best fit. For males, model 1 had the lowest mean residual sum of squares (MRSS) for hind foot length, body length and body weight (Table 3). In females, however, this model had the lowest MRSS value only for body weight. The difference between that model and the other two was not significant, therefore for consistency, Model 1 was selected. The regression analysis produced predictive measurements for each age class (Figs. 2 to 4).

Validation and weighting of variables

One hundred and forty-nine cases (76 males, 73 females) not used in the original analysis were used for validating the model. Regression of predicted on observed values was forced through the origin. The predictive value and an observed value for every measurement in each age class was obtained. Plots of the actual observed measurements variable and the predicted measurement values are shown in Fig. 5 to 7. Body length and hind foot length measurements for males and females show a close fit.

Statistical validation tests were performed on the mean predicted measurement variable and the observed variable, using the paired t-test (Law 1979), and the test for determining whether the slope is significantly different from one (Sokal and Rohlf 1969). Table 4 summarized the results of those tests. In all cases except female body weight no significant differences were found ($P > 0.05$). Female body weight declines with age as seen in Willner et al. 1980: 345, Fig. 2. Each age class had a lower observed value than its predictive value for female body weight (Fig. 6). The model is considered validated for body length and hind foot length. Allowance for the variability in female body weight was made in age determination of field animals by the weighted averaging procedure. Variables were weighted by the inverse of the mean residual sum of squares (Table 3).

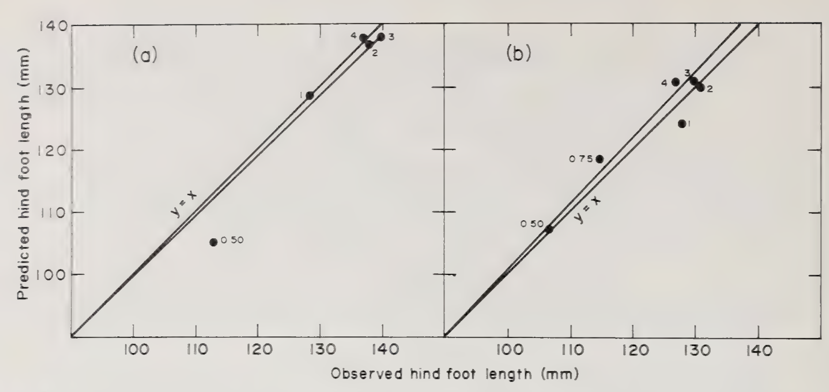


Fig. 5. Weighted regression of predicted hind foot lengths against observed hind foot lengths of feral male and female nutria from Maryland. Age class is given next to data points. Dots represent mean values from data set used to validate model, $(Y_{max} - Y_o)(1 - e^{-bt}) + Y_o = Y$, (a) males; (b) females

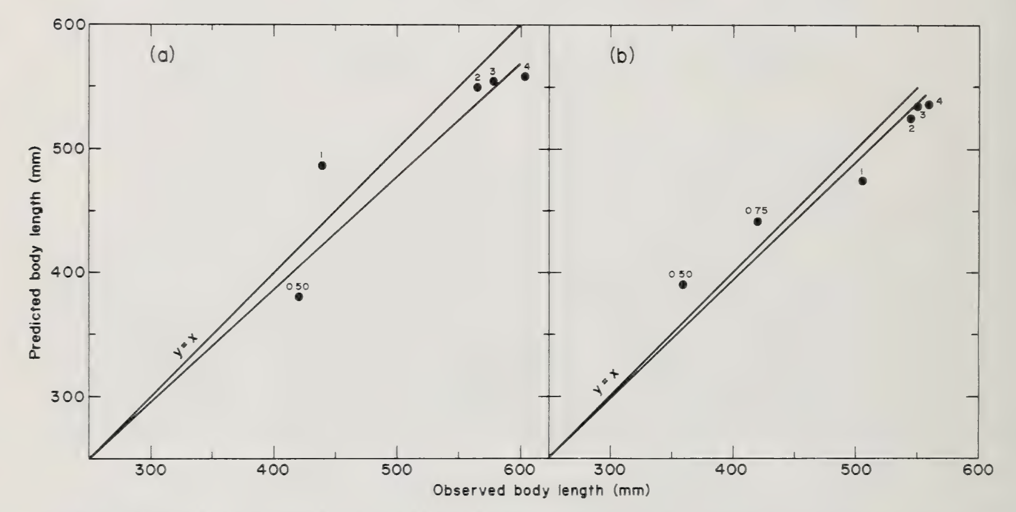


Fig. 6. Weighted regression of predicted body lengths against observed body lengths of feral male and female nutria from Maryland. Age class is given next to data points. Dots represent mean values, (a) males; (b) females

Age determination of field animals

A total of 544 nutria were measured in the field between 1974 and 1978. Only those animals captured between 1974 and 1976 were aged by the model of best fit. This was to avoid dealing with animals that survived the 1976–1977 winter. Distribution of the predicted ages for the field animals are presented in Tables 5 and 6. In all years (1974–1976) the age classes with the largest number of nutria are one year and younger with very few animals in the older age classes.

For purposes of obtaining a mortality schedule and life table, these animals were combined with those which were originally aged by tooth eruption and wear. Age distributions of female nutria with animals aged by the two methods are presented in Table 7. The largest age classes again are one year or younger. Forty percent of the population consisted of juveniles (less than one year old) (Table 7). Nutria greater than two years of age made up less than 12 percent of the overall age distribution.

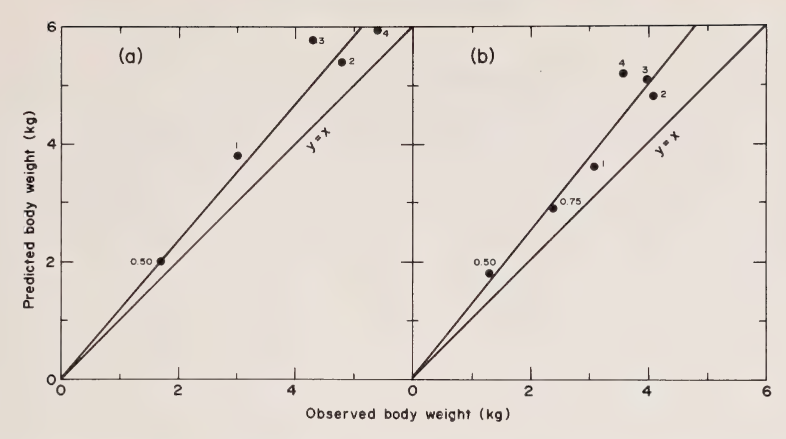


Fig. 7. Weighted regression of predicted body weights against observed body weights of feral male and female nutria from Maryland. Age class is given next to data points. Dots represent mean values (a) males; (b) females

Table 4

Results of validation tests performed on the model:

$$(Y_{max} - Y_o)(1 - e^{-bt}) + Y_o = Y$$

Variable	Paired T-test 95% conficence interval on T	Test of Regression Coefficient t_b	Significance of t_b
Male			
Hind foot length	2.096 ± 4.39	-.99	P > 0.05
Body length	17.127 ± 45.613	.11	P > 0.05
Body weight	-672.73 ± 608.34	.23	P > 0.05
Female			
Hind foot length	-1.45 ± 2.11	1.33	P > 0.05
Body length	6.306 ± 23.996	1.05	P > 0.05
Body weight	823.88 ± 446.20	6.5	P < 0.05

Mortality

The format used to construct a mortality schedule for female nutria collected in year 1975 follows Caughley (1977 : 92–93 Table 8. 6).

Sampled frequency

To estimate the number of animals in the zero age class, it was necessary to determine the fecundity rate. This was accomplished by taking the number of young in a litter (Willner et al. 1979, Fig. 23) for each age class and adjusting for the number of females per litter. Willner et al. (1979) calculated that the overall sex ratio for fetuses favored females (80 males to 100 females) (56 % females). Again adjustments were made to this figure to account for the number of females that are pregnant in a population as well as the number of embryos that are not resorbed. Willner et al. (1979) found that about 65 percent of the

Table 5

Predicted age distribution of male nutria

Field collections of nutria were made between 1974 and 1976. Age is determined by applying measurements to model $(Y_{max} - Y_o)(1 - e^{-bt}) + Y_o = Y$

Age	1974 Frequency	1974 Percent	1975 Frequency	1975 Percent	1976 Frequency	1976 Percent
0.25	1	2.6	9	5.7	4	4.1
0.50	2	5.3	27	17.2	13	13.4
0.75	6	15.8	25	15.9	10	10.3
1	20	52.6	61	38.8	40	41.2
2	6	15.8	22	14.0	23	23.7
3	-	-	-	3.2	4	4.1
4	3	7.8	8	5.1	3	3.1

Table 6

Predicted age distribution of female nutria

Field collections of nutria were made between 1974 and 1976. Age was determined by applying body measurements to model $(Y_{max} - Y_o)(1 - e^{-bt}) + Y_o = Y$

Age	1974 Frequency	1974 Percent	1975 Frequency	1975 Percent	1976 Frequency	1976 Percent
0.25	4	10.5	17	13.5	10	15.4
0.50	7	18.4	28	22.2	8	12.3
0.75	5	13.2	23	18.3	11	16.9
1	14	36.8	32	25.4	22	33.8
2	2	5.3	18	14.3	5	7.7
3	-	-	4	3.2	2	3.1
4	6	15.8	4	3.2	7	10.7

female population are pregnant in a given year with 9.8 percent of the embryos being resorbed. Animals six months old produce 1.38 litters per year; animals one year and older produce 2.76 litters per year after a gestation length of 4.34 months. The sum of all the age-specific fecundity rates, 470.08 (Table 8) was used as an initial calculation for the sample frequency in the mortality schedule (Table 9).

Corrected frequency

The corrected frequency was determined by multiplying the sampled frequency, f_x by the correction factor, e^{rx}. The value "r", the intrinsic rate of increase, was determined by the density estimates at Blackwater National Wildlife Refuge in Cambridge, Maryland using eq. 7. The calculated value of r equaled the value of 0.22, indicating an increasing population for years 1974–1975.

Table 7

Age distribution of female nutria

Age determination by tooth eruption or by model $(Y_{max} - Y_o)(1 - e^{-bt}) + Y_o = Y$

Age	1974 Frequency	1974 Percent	1975 Frequency	1975 Percent	1976 Frequency	1976 Percent
0.25	5	8.9	18	9.5	10	8.8
0.50	13	23.2	40	21.2	23	20.4
0.75	7	12.5	40	21.2	16	14.2
1	15	26.8	34	16.9	33	29.2
2	9	16.1	45	23.8	22	19.5
3	1	1.8	8	4.2	2	1.8
4	6	10.7	4	2.1	7	6.2

Table 8

Calculation of fecundity rates of female nutria for mortality schedule of age class zero

Age	Number of young in litter	Number females in litter per female per year*	Frequency of females	Age-specific fecundity rate
**0.50	4	1.77	80	141.6
1	3.8	3.37	34	114.58
2	3.9	3.46	45	155.7
3	5.5	4.85	8	38.8
4	5.5	5.85	4	
				470.08

*Adjusted for
1. 80m:100 f or 55.55% of litter consisted of female nutria.
2. 35.1% of females not pregnant (64.9% pregnant).
3. 9.8% of litter resorbed (90.2% not resorbed).
4. 1.38 litters per year for age class 6 months; 2.76 litters per year for age class 1 to 3.
5. i.e. (4)(.649)(.902)(.555)(1.38) = 1.77

**Combines age class 0.50 and 0.75.

Smoothed frequency

The smoothed frequency was determined by applying a logpolynomial regression (Caughley 1977 : 96)

$$\text{Log}_{10}(f_x) = a + bx + cx^2 + dx^3$$

where a was the y intercept, x was the independent variable, age and b, c, d were constant values obtained from the regression.

Table 9

Mortality schedule for female nutria collected in year 1975

Age	Sampled frequency	Correction factor	Corrected frequency	Smoothed frequency	Life Table			
x	fx	$e^{rx}(r = 0.22)$	fxe^{rx}	Fx	l_x	L_x	d_x	q_x
0	470.08	1.00	470.08	419.99	1.0000			
						.578		.794
1	34.00	1.25	42.37	66.29	.1578			
						.119	.459	.589
2	45.00	1.56	69.87	34.19	.0814			
						.049	.070	.633
3	8.00	1.93	15.48	7.78	.0185			
						.031	.018	.031
4	4.00	2.41	9.64	7.1	.0169			

Life table

Using the above information, a life table for female nutria collected in year 1975 was determined (Table 9). The l_x schedule referred to as survivorship, is the probability at birth of an individual surviving to age x. The oldest female nutria obtained was four years of age. The d_x schedule, mortality, is the number of deaths that occur during age interval x to x + 1. The q_x schedule was the mortality rate which is the number of animals that die during age x. To adjust for birth flow, the L_x schedule was determined by averaging two survivorship schedules together (Deevey 1964 : 32). Survivorship, mortality and mortality rates were calculated for one year intervals only, omitting age classes 0.25 to 0.75. The high mortality rate of nutria as juveniles is consistent with other r-selected species which reach sexual maturity early, have more than one large litter per year, and have a short life span (Dixon and Swift 1981). During the first year of life the mortality rate is nearly 80 percent, declining only slightly in the succeeding years to about 60 percent in age class 1–2 and 63 percent in age class 2–3 (Table 9).

Discussion and conclusions

A model was developed for predicting the age of nutria by body measurements using data from animals that were aged by the tooth eruption and wear technique. Using hind foot lengths, body lengths, and body weights, the model predicts age for both males and females. Three models were compared, selecting the best fit model by statistical analysis. Mortality schedules were then determined from these age distributions.

The basis of the model is the calculation of age for each nutria using body measurements. Predicted ages were determined using data from nutria that were aged by standard techniques (Aliev 1965). The method of age determination by body measurements can be applied to other species as well. The validation of the model can be improved by using animals with known ages. The information obtained can be used to calculate age specific information such as turnover rates and mortality schedules.

Visual scans and statistical analyses were performed to validate the model. The predicted results from independent data sets were found not statistically significant from the observed ($p < 0.05$) for body and hind foot lengths. Significant differences were found between predicted and observed values of body weights of females. The model for body weights of males was validated by one of the two tests used. This can be explained by the variability that exists within the body weight data that were used. The point that must be considered is that the model's accuracy is dependent on the reliability of the original

method of estimating the age classes. It was assumed that the age determination technique for ranch nutria applies to feral nutria, although no studies have been conducted to confirm this.

The development of a statistical method for age determination by body measurements can have wide application to a number of other species where it is not possible to age by standard age techniques such as by weight of eye lens, bone ossification, cementum annuli of teeth all of which require sacrificing animals. Once age distributions are determined, the information can be used to determine age-specific fecundity rates, life tables, stability of age distributions for several years, and in management practices that require optimizing for a specific age class.

Acknowledgements

The authors are grateful to KENT B. FULLER, DAN M. HARMAN, THOMAS F. REDICK and JAY R. STAUFFER, Jr., for reviewing the manuscript. MABEL LANCASTER and KATHRYN TWIGG typed the manuscript and DEBRA MCNABB prepared the figures. KARL DOERK prepared the German summary.

Zusammenfassung

Altersbestimmung und Sterblichkeit der Biberratte (Myocastor coypus) in Maryland, U.S.A.

Von 1974 bis 1977 konnten männliche und weibliche Biberratten in Maryland gesammelt werden. Daten von Körpermaßen dieser Tiere dienten der Entwicklung eines Modells zur Altersbestimmung. Diese Altersschätzungen wurden dann zur Ermittlung der Altersstruktur in der Population herangezogen. Folgende körperlichen Merkmale wurden benutzt: Körperlänge, Körpergewicht, Zahndurchbruch und Hinterfußlänge. Insbesondere die Ergebnisse an der Bezahnung erlaubten eine Zuordnung zu verschiedenen Altersklassen. 80 % der Nutria konnten als 2 Jahre alt oder jünger klassifiziert werden.

Zur Altersbestimmung mit Hilfe von Körpermaßen wurden 3 Modelle verglichen. Das beste wird durch folgende Formel beschrieben: $y = (y_{max} - y_o)(1 - e^{-bt})' y_o$ (y_{max} und y_{min} = Max. und Min. der abhängigen Variablen, b = Steigung, t = Alter). Dieses Modell ermöglichte am genauesten eine Altersbestimmung, wenn Körperlänge und Hinterfußlänge eingesetzt wurden.

Eine Anzahl 1975 gesammelter weiblicher Nutria wurde zur Bestimmung der Mortalitätsrate verwandt. Es ergaben sich 80 % Mortalität im 1. Lebensjahr mit leichtem Rückgang in den Altersklassen 2 und 3. Die durchschnittliche Lebenserwartung der Biberratte in Maryland liegt bei 2,5 Jahren.

References

ADAMS, W. H., Jr. (1956): The nutria in coastal Louisiana. Proc. Louisiana Acad. Sci. **19**, 28–41.
ALIEV, F. F. (1965): Growth and development of nutrias' functional features. Fur Trade J. Canada **42**, 2–3; **43**, 2–3.
BROWN, L. N. (1975): Ecological relationships and breeding biology of the nutria *(Myocastor coypus)* in the Tampa, Florida area. J. Mammalogy **56**, 928–930.
CAUGHLEY, G. (1977): Analysis of vertebrate populations. New York: John Wiley and Sons.
DEEVEY, E. S., Jr. (1964): Life tables for natural populations of animals. In: Readings in Population and Community Ecology. Ed. by W. E. Hazen. Philadelphia: W. B. Saunders. pp. 32–63.
DIXON, K. R.; SWIFT, M. C. (1981): The optimal harvesting concept in furbearer managements. In: Worldwide Furbearer Conference Proceedings. Ed. by J. A. CHAPMAN and D. PURSLEY. Maryland: Worldwide Furbearer Conf., Vol. II, 1524–1551.
DIXON; WILLNER, G. R.; CHAPMAN, J. A.; LANE, W. C.; PURSLEY, D. (1979): Effects of trapping and weather on body weights of feral nutria in Maryland. J. Appl. Ecol. **16**, 69–76.
DUDZINSKI; M. L.; MYKYTOWYCZ, R. (1961): The eyelens as an indicator of age in the wild rabbit in Australia. CSIRO Wildl. Res. **6**, 150–159.
EHRLICH, S. (1958): The biology of the nutria. Bamidgeh Bull. Fish Cult. Isreal **10**, 36–43; 60–70.
FREUND, J. E. (1971): Mathematical statistics. (2nd ed.) New Jersey: Prentice-Hall.
GOSLING, L. M.; HUSON, L. W.; ADDISON, G. C. (1980): Age estimation of coypus *(Myocastor coypus)* from eye lens weights. J. Appl. Ecology. **17**, 641–647.
HILL, E. P. III. (1971): An evaluation of several body measurements for determining age in live juvenile cottontails. Proc. Ann. Conf. Southeastern Assoc. Game and Fish Comm. **25**, 269–281.
LAW, A. (1979): Simulation modeling and analysis. Unpublished notes. University of Wisconsin, Madison, Wisconsin.
MAURICE, J. A. (1931): Le Ragondin. Arch Hist. Nat. Soc. Acclim., Paris, France.

Sanderson, G. C. (1961): Techniques for determining age of raccoons. Biological Notes No. 45. Nat. Hist. Survey Div.
Schitoskey, F., Jr. (1972): Bacular variation in nutria from southern Louisiana. Southwestern Naturalist **16**, 431–459.
Sokal, R. R.; Rohlf, F. J. (1969): Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. San Francisco: W. H. Freeman and Company.
Willner, G. R. (1982): Nutria. In: Wild Mammals of North America: Biology, Management and Economics. Ed. by J. A. Chapman and G. A. Feldhamer. Baltimore and London: The Johns Hopkins Univ. Press.
Willner; Chapman, J. A.; Pursley, D. (1979): Reproduction, physiological responses, food habits and abundance of nutria on Maryland marshes. Wildlife Monograph **65**, 1–43.
Willner; Dixon, K. R.; Chapman, J. A.; Stauffer, J. R., Jr. (1980): A model for predicting age-specific body weights of nutria without age determination. J. Appl. Ecology **7**, 343–347.

Authors' address: Gale R. Willner, Kenneth R. Dixon and Joseph A. Chapman, Appalachian Environmental Laboratory, University of Maryland, Center for Environmental and Estuarine Studies, Frostburg State College Campus, Frostburg, Maryland 21532, U.S.A.

On the biology of the Egyptian Mongoose, *Herpestes ichneumon*, in Israel

By Rina Ben-Yaacov and Y. Yom-Tov

Zoology Department, Tel Aviv University, Israel

Receipt of Ms. 15. 7. 1982

Abstract

The biology of the Egyptian Mongoose was studied in Israel both in the field and in captivity. Daily and annual activity patterns are described, including social behaviour, reproductive biology, ontogenetic development and food habits.

Introduction

The Egyptian mongoose is one of the most common mammalian predators in Israel. It inhabits most of the country, except for desert habitats, but is more common in plains and valleys than in hilly areas. The mongoose prefers the vicinity of water or irrigated places and needs a certain amount of dense plant cover. As it is common near human settlements and has crepuscular habits it is relatively easy to observe, but in spite of these factors, surprisingly little is known so far about the biology of this species.

The present work is an attempt to study the biology and behaviour of the Egyptian mongoose in the field. Some complementary data were gathered from captive specimens reared in the Tel Aviv University Wildlife Research Centre (WRC) and from the Tel Aviv University Zoological Museum (ZM).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4801-0034 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 34–45

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Methods and materials

Study area

Location: The study area is located in the fish pond area of Kibbutz Ma'agan Michael (32°32'N 34°55'E), in the northern Mediterranean coastal plain of Israel. It covers an area of about 3 km^2, most of it artificial fish ponds, where the mongooses inhabit the levees between the ponds (Fig. 1). The study area is bordered by the Mediterranean Sea to the west, the Carmel Mountain to the east, the Taninim River to the south and extends to a fish pond area of another kibbutz to the north.

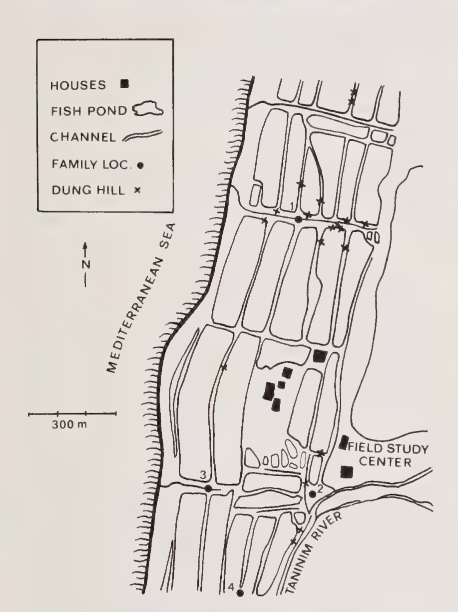


Fig. 1. Map of the study area. Circles – center of family home range. The numbers indicate the number of the family. × – permanent dung hills

Climate: The area has a characteristic East Mediterranean climate with mild, rainy winters and hot summers. There are 40–50 rainy days a year with an average annual rainfall of 600 mm. The average minimum of the coldest month and the average maximum temperatures of the hotest month are 11° and 27°, respectively. Relative humidity is high, ranging from 75–80 % (ROSENNAN 1970).

Vegetation: The vegetation in the study area is a mixture of two plant associations (ZOHARY 1959): One is typical for sandy soils near the seashore and characterised by bushes of *Artemisia monosperma, Tamarix tetragyna, Chrysanthemum coronaria* and *Inula viscosa.* The second association is typical of stream banks and is characterised by relatively large bushes of *Tamarix tetragyna* and *Rubus sanguineus.* The creation of artificial fish ponds made it possible for this second association of bank vegetation to spread into the fish ponds area.

Human influence: The study area is located near a kibbutz and a Field Study Centre of the Society for Conservation of Nature. Although human activity prevails on the roads between the ponds, there is little direct interference with the mongoose. Nevertheless, human activity influences the mongoose indirectly: food availability is high due to the occurrence of dead fish, dead chicks from a hatchery and a garbage dump that supports a population of rats which are also consumed. On the other hand, dogs kill mongooses, particularly young ones, from time to time.

Field observations: The field work lasted from March 1978 until June 1980. Most investigations were conducted on 2 wild mongoose families inhabiting a small (900 m^2) area between the ponds and the Taninim River (Fig. 2). Both families became tame and behaved naturally at close proximity with the observer. One family (No. 1 in Fig. 1) was observed for a period of 4 months (March–July 1978) from a distance of 10 m by an observer sitting on the bank. The other family (No. 2 in Fig. 1) was observed from a jeep for the entire 2 year period. This family became tame within 3 weeks of daily food provisioning offered from the jeep. All individuals in these families were individually recognized by differences in their colour and shape of body, head and snout and by scars on their faces. Most observations on these families were conducted in the early morning from about sunrise until activity ceased 0.5–3 hours later. Altogether 195 observations were made that lasted 210 hours.

In addition to the above observations on individually recognized individuals, some data were gathered on all 4 mongoose families known in the study area. This was done by periodically walking between the ponds and noting mongoose numbers and activity. In order to determine food composition of the mongooses, dung hills were located and several hundred faeces were collected and examined in the laboratory.

Observations in captivity: Irregular observations of up to an hour each were made on a captive mongoose family in the WRC through July–August 1978 and January–March 1979. The family consisted of an adult pair and their male and two female offspring, born on 13th July, 1978. This family was kept in a 4 × 2 × 2 m wire cage which contained two wooden "dens" and several wooden logs. Food and water were provided ad lib. once daily. In addition two 20 day old mongoose cubs born at the WRC were separated from their mother in May 1978 and were hand-reared. They were first raised separately for a week by two persons, and then they were kept together in their keeper's (RBY) home. They were free to move around the home and were regularly measured and observed.

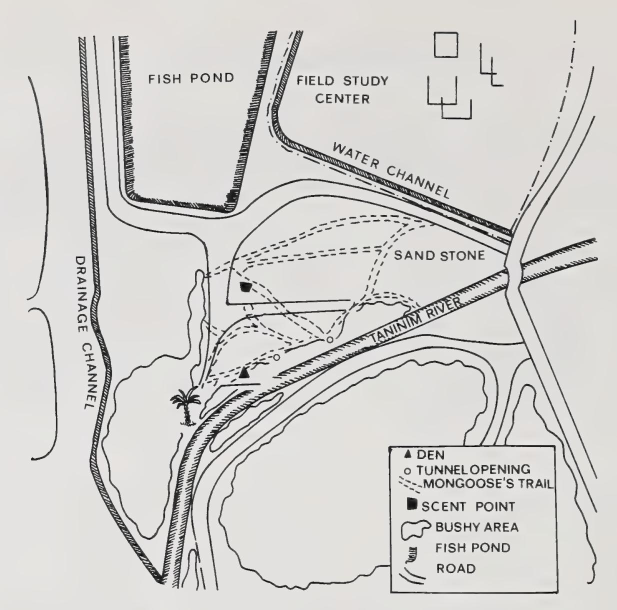


Fig. 2. Map of home range of Family 2

Marking: At the beginning of the study several methods of marking the mongooses were tried. Individuals were trapped in 15″ × 15″ × 42″ Tomahawk live trap "208". Traps were baited with live chicks and captured mongooses were later anaesthesized with α-chloralose (250 mg inside a dead mouse or piece of meat). The following marking methods were tried:

- Freeze marking (Rood 1980): The hair which grew in the frozen spot was normal and not white.
- Neck collars: Since the mongoose neck is not smaller than the head in diameter, collars had to be tied to another collar behind the front legs. These body collars rubbed the underarms and caused skin wounds. Some were torn by the mongooses.
- Ear tags: Metal and plastic ear tags were difficult to attach because of the small size of the ear and were also torn off by the mongooses.
- Colour markings: Several paints were tried – hair dye, car spray paint, shoe-paint – all vanished within a few days due to intensive grooming. We also tried a colour marking gun (Ben Medows), but the marked mongooses removed the paint again by grooming. They also reacted by staying away from the observer's jeep after being sprayed. In summary, we failed to find a satisfactory marking method, and the only sure way of individual identification in this study was by observing individual physical differences.

Museum work: The furs and skulls of 37 mongooses from the ZM were studied and measured. All skull measurements were made with calipers to accuracy of 0.1 mm. Hair measurements were made to 1 mm accuracy. The following measurements were made in order to see if there are differences in skull measurements between males and females, and if there are seasonal differences in fur quality:

- Skull length – the maximal length of the skull between the occipital ridge and the upper incisors.
- Skull width – the maximal width of the skull between the zygomatic arches.
- Temporal fenestra width – the distance between the inner side of the right zygomatic arch and the brain case.

Masseter muscle depression – the volume of the depression between the right occipital and sagital ridges was filled with plasticine, which was later removed and weighed to 1 mg accuracy.

Hair length – the maximal length of the hair on the body near the hind leg. Wool amount – estimation of the amount of wool in the body was made. There were 3 grades, ranging from 1 (almost no wool) to 3 (thick fur). Tooth eruption – this was studied using skulls of 9 specimens of known age, which were raised in the WRC.

Results and discussion

Morphology

Data on body and skull morphology of the Egyptian mongoose are given in tables 1 and 2. Males were significantly heavier ($p < 0.05$) and larger than females. Males did not have significantly longer or wider skulls. However, the size of the masseter muscles, as indicated by the width of the temporal fenestra or the volume of the occipital depression was significantly larger in males ($p < 0.01$ and 0.05, respectively). Hence, the general impression in the field that males have wider heads is created by the development of this musculature.

Mongoose fur consists of brown-yellow woolly hairs and long black and white contour hairs, and this combination gives an impression that the fur is brown-grey. We did not find seasonal variation in the amount of wool and hair length (Table 3), in agreement with

Table 1

Body morphology of adult mongooses

	n	Body Weight g	Body and Head Length cm	Tail Length cm	Ear Length cm	Hind foot Length cm
Males	12	2953 ± 458	53.5 ± 2.4	39.7 ± 7.0	2.7 ± 0.8	10 ± 0.5
Females	5	2640 ± 521	49.0 ± 5.9	42.5 ± 2.6	2.3 ± 0.2	9 ± 0.4
P		0.05	0.05	N.S.	N.S.	N.S.

Mean ± standard deviation

Table 2

Skull measurements (in mm) of adult mongoose

	n	A Skull width	B Skull length	C Width of temporal fenestra	D Occipital depression "volume"[1]	E Skull $\frac{\text{width}}{\text{length}}$
Males	18	50.97 ± 1.53	991.6 ± 0.38	15.31 ± 0.10	1.60 ± 0.44	0.508 ± 0.16
Females	8	47.80 ± 4.52	95.53 ± 0.41	12.58 ± 0.99	1.31 ± 0.62	0.499 ± 0.45
P		N.S.	N.S.	0.01	0.01 – 0.05	N.S.

[1] Given in g of plasticine needed to feel this depression (for details see text).
Means ± standard deviations.

Table 3

The maximal length of the hair on the body near the hind leg (cm), and amount of wool on scale of 3 grades

Measurements of museum specimens in Tel Aviv University Museum

Month	n	Mean (± SD) Hair Length	Amount of Wool
Dec–Feb	6	5.7 (± 0.8)	2.7
Mar–May	4	6.4 (± 1.1)	2.4
June–Aug	3	6.1 (± 0)	2.2
Sep–Nov	9	4.8 (± 2.0)	1.9

Harrison (1968), but there were marked individual variations in these 2 parameters, contrary to Harrison (1968).

Senses

Mongooses employ their olfactory, auditory and visual senses in that order of importance. In order to locate distant objects they use smell and hearing and for near or static objects they use their sense of smell only. Vision is preferred to locate moving objects. When hearing far away voices, even very weak ones, they turn their snouts to that direction and sniff. They may walk towards the source of noise and when about 2 m from it they stop reacting to the voice and begin to make sweeping movements with the snout. When offered by the observer a dead smelly chick in one hand and a live, cheeping one in the other, the mongoose sniffed at both and took the dead one. Their sense of smell is quite fine and they can identify other specimens by slight differences in their individual odour (Hefetz et al. 1982). However, it is not accurate in locating close objects. The same is true for hearing: mongooses hear even very weak noises, but cannot locate the source of the noise by hearing alone. Mongooses hardly notice a static prey but locate moving objects accurately. They seem to identify at least two colours, yellow and red. Evidence to support this comes from the following observations. 1) The plumage of chicks offered to the mongoose in order to attract them to an observer was yellow. On the 25th October 1979, a mongoose climbed the observer's jeep and caught the first yellow object it saw – which was a yellow tissue paper. 2) Another type of bait used were lumps of red and white minced meat. On 16th April 1980 such lumps were thrown from the observer's jeep to 2 mongooses. When one of the lumps was thrown, a mongoose ran to catch it, but instead of running to the place where the meat was, it ran to a patch of red and white *Sedum microcarpum* plant, 20 cm away from the place where the meat fell. Only after sniffing at the plant it turned and went to the meat. However, the above discrimination between colours might also be explainable by differences in brightness rather than colour.

General Biology

Family structure

The 4 mongoose families in the study area lived in permanent home ranges in families which consisted of 2–3 females with their young and adult male. At the beginning of this study Family 2 consisted of a male and 3 females. Three parturitions took place during the period of observations: 3 cubs were born in 1978 and 7 in 1979. The same male was observed in Family 2 territory during the whole observation period of 2.5 years, though mostly alone. Out of 18 observations he was seen 7 times when other members of the family were present. When together with the family, amicable gestures (mutual sniffing, ritual bitings and licking etc.) were observed. In addition to the families, there were indications that other mongooses were present which did not have permanent home ranges.

Daily activity

Mongooses are crepuscular and were not active under extreme climatic conditions such as strong wind and heavy rain, or when ambient temperatures rose above 27 °C or were below 11 °C. They spent most of their time in thickets or bushes, but also in open and half-open areas, which they used mainly on sunny hours after rains.

Permanent trails were created by walking preferably along certain routes rather than randomly all over the home range (those of Family 2 are shown in figure 2). If any individual happened to be off a trail because it chased prey or any other reason, it always returned by the shortest route to the nearest trail, even if it was not always the shortest route to its target.

The mongooses of Family 2 preferred to eat their prey in one of two permanent places located inside thick bushes. When food was caught elsewhere, it was carried to one of these two places to eat.

Scent marking

Mongooses used either scent points or dung hills to mark their home ranges. Scent points were located on big stones, corners of rocks etc., always on or near trails. Marking is done using the anal glands by lowering the hind part of the body so that the ano-urogenital region touches the ground. Sometimes the animal only touches the marked place, while on other occasions it drags its pelvis on the ground.

Each of the 2 intensively watched wild families had one known scent point (see Fig. 2 for scent point of Family 2), but members of the captive family marked in many places in their cage. Any of the wild or captive family members marked their scent points. In nature, no age or sex differences in marking activity were observed, but in the WRC, when in stress, the male used to mark more intensively than the female. Members of the wild families sniffed their scent points any time they passed near it. Hence, in 48 % of the observations done on Family 2 during 1979, one or more individuals were seen marking their scent point. When in stress, mongooses marked more frequently. For example, when we caught the captive females for collecting anal secretion, the male ran to and fro to his scent points and marked them in succession.

The dung hills were located in permanent places (Fig. 1), always in half open areas. As with scent points, dung hills were used by all family members. Some dung hills were used continuously for at least 2 years. In 2 cases where territories became vacant (due to death of the owners caused by dogs) and were re-occupied, the older dung hills were deserted and new, permanent dung hills appeared. In several cases all faeces were collected from dung hills for feacal examination. In each case new feaces appeared in the same spot within 1–2 days. Not all faeces found in the field were deposited on dung hills: single faeces were also found, randomly dispersed, and were probably deposited by solitary individuals which did not have permanent home ranges. It is reasonable to assume that all faeces are smeared with anal gland secretion when passing through the anus.

The above evidence suggests that mongooses, similarly to other mammals (Hyaenas, MAC DONALD 1978; KRUUK 1972; Jackals, MAC DONALD 1979), use dung hills as marking spots.

Reproductive biology

This description is based on observations of Family 2 and on the captive family. Mongooses live in polygynous families of one male with up to 3 females with their cubs. Mating took place in the early spring (end of February–end of March). Three matings were observed in the field (26th February 1978, 3rd and 23rd March 1979) and several in the WRC (15–16th February 1978 and 23rd–26th February 1979). Normally mongooses have only one litter annually. However, if they have lost their cubs they may mate again in the same year. This happened in May 1978 in the captive family after their 2 cubs were taken for hand-rearing when they were 20 days old. Second litters were observed also in nature when food was plentiful, e.g. during a population explosion of rodents (H. MENDELSSOHN, pers. comm.).

A typical mating sequence is described below:

The male spent much time walking after the female while sniffing her vulva, and prolonged allogrooming and licking took place. Mostly, allogrooming sequences of about $^1/_2$ minute were initiated by the female, but sometimes the initiation was by the male, and then the sequences lasted a few minutes. The male sniffed while walking, and both the male and the female emitted pip tones (the same tones as the cubs', though lower). Unlike females of the same species observed by DÜCKER (1960) the female in the WRC had no

unusually swollen or red vulva. Self-licking of this area took place during the whole year (in nature as well as in the WRC), though they were more frequent during the mating season.

Several short non-ejaculatory matings were made, each of which lasted 30–60 seconds. In these matings, the male mounted the female, clasped her strongly in the inguinal region with his anterior legs and bit it impeded bites. The female did not object, lowered her head and lifted her pelvis, while moving her tail aside. In some of the matings they both fell on their sides. After every short mating, the female escaped from the male. In between the matings, the male chased the female violently and even bit her aggressively. During mating and in the intromissions, both emitted the pip tones. In one of the observations (15. 2. 78) 10 such matings took place within 35 minutes.

Ejaculatory matings lasted longer than non-ejaculatory matings (6–7 minutes). In one observation several successive matings were recorded, each lasting 2–3.5 minutes.

Gestation and parturition

Gestation lasts about 60 days (H. Mendelssohn, pers. comm.) and litter size in the WRC was 3.3 (range 1–4, S.D. = ± 0.67, n = 10). Parturition has not been observed in the field since females give birth inside thickets. The cubs first appeared outside the thicket at an estimated age of 6 weeks (by comparing their size to the cubs born in captivity). Parturition dates for Family 2 were extrapolated by subtracting the estimated age of the cubs from the dates that they were seen. In 1978 two of the females gave birth, one in mid-April (one cub) and the other one at the end of May (2 cubs). In 1979 two of the females gave birth to 2 cubs each, in mid-April and mid-May.

Ontogenetic development

Some stages of the development of the hand-reared cubs are described below: The newborn cubs had sealed eyes and ears. Later their eyes were "milky" coloured until their 21st day, when they turned shiny black and at this stage the cubs reacted to movements. At their 25th day the cubs reacted to voices. They appeared to sniff at close objects on their 39th day. On their 45th day the irises of the eyes turned grey and vision was noticeably better. At this age wild cubs were first seen outside the den. The cubs tried to stand and even to walk when 21 days old, but they fell after a few steps. Three days later they walked faster but their hind legs still stumbled sometimes. When they were 4 weeks old they walked unhesitatingly. Jumping was first observed when they were 37 days old. When about 2 months old, the cubs listened and sniffed while standing on their hind feet and at the age of 72 days the cubs showed complete hunting behaviour. At that age wild cubs were observed to follow adults closely while walking on trails. The cubs were often seen to imitate the accompanying adult. They imitated hunting and fear behaviour and also arbitrary movements, raised their heads when the adults did, withdrew when the adults withdrew, etc. Even the hand-reared cubs imitated their keepers sometimes, e.g. when one of us (R. B. Y.) was weeding in the garden, the cubs did the same with their mouths. This was the only time cubs were observed to perform this behaviour. They increased the distance from accompanying adults and imitated them less as they grew older, and when 3 months old they sometimes ran ahead of the adult. At 4 months old the cubs can tour the surroundings without an adult being around.

Figure 3 shows that there was no difference in the morphological development of the male and female hand-reared cubs during the first 3 months (at that age they were both killed by dogs). They gained weight and grew in length, reaching a body weight of about 800 g (a third of the adult weight) and body and head length of about 42 cm at this age.

Although at the age of 4 months the cubs are capable of hunting by themselvse, they do

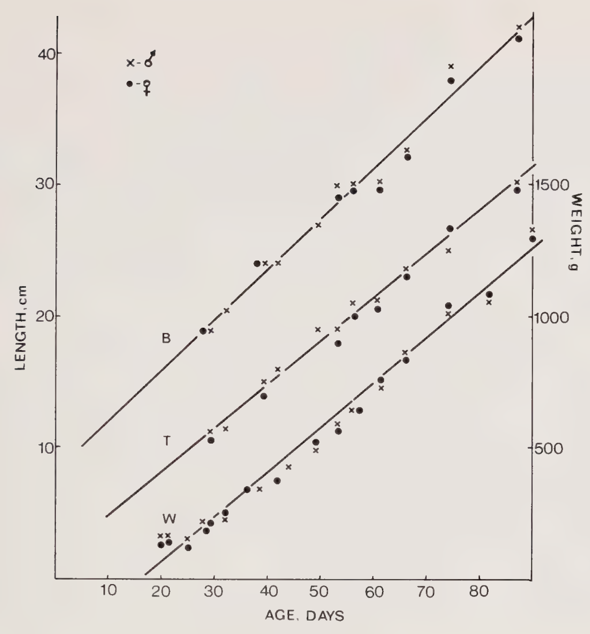


Fig. 3. Growth rates of hand-reared male and female Egyptian mongooses. B: body and head length (cm); T: tail length (cm); W: body; A: age (days) weight (g). B cm = 0.386 × A + 8.138; r = 0.9886; n = 19; T cm = 0.327 × A + 1.666; r = 0.993; n = 19; Wg = 16.67 × A − 263.73; r = 0.9923; n = 32

not leave their mothers and stay with the family until they are 1 year old, or even more. Young dwarf mongooses stay with their family at least three years, and help their parents to take care of the following litters (Rasa 1977; Rood 1978). Young slender mongooses *(Herpestes sanguineus)* leave their mother when they are two months old, and become independent.

Tooth development was studied using skulls of specimens of known age. At the age of 2.5 months the young had all their teeth except for molars (i.e. they had 32 instead of the full number of 40 teeth). Three months later, they had all teeth. The first premolars were replaced at 9 months of age. Lack of study material prevented us from giving more details.

Parental care

Suckling

Female mongoose nurse while lying on their side. Nursing while sitting (as with *Suricata* – Ewer 1963) was not observed. Mothers' milk is the cubs' only food until they are 1 month old. Both hand-reared cubs and the cubs that were raised in the WRC began eating solid food when 32 days old (although solid food was offered to the hand-reared cubs several days before that age). The cubs continue to suckle until they are 2 months old. The hand-reared cubs stopped being interested in the artificial nipple at the age of 64 days. One 4 month old cub from Family 2 was seen trying to suckle, but the female did not permit him.

A cub can suckle from any mother in the family. In one observation a cub was seen suckling sequentially from two females of its family, and they both permitted him to do so (the two females had cubs at that time).

Carrying cubs and baby-sitting

Like other carnivores, mongooses carry their cubs by holding them gently between their teeth. The captive female in the WRC was seen doing so several times. Carrying was seen only once in the field, when a cub of about 2 months old was carried into a thicket.

In the field the cubs are always accompanied by at least one adult. The adult is not always the cubs' mother. It may be another nulliparous female, another female, a father, or even a yearling. However, it may be significant that one female which was not a mother was never observed with the cubs. Changing "shifts" was observed many times. In some cases a cub appeared with one adult, and joined another and only then the first one left. In other cases an adult was sitting among the playing cubs, till another adult arrived. After a few minutes of overlap, the first one would leave the area. Many times, more than one adult (mostly females) were with the cubs. The cubs were seen grooming, mounting and playing with all the females, with no preference for any. Observations of the adult male and the yearling "baby-sitting" with the cubs were recorded too. Baby-sitting such as this was recorded in the dwarf mongoose, *Helogale undulata* (Rasa 1977; Rood 1978; Zannier 1965) and the banded mongoose, *Mungos mungo* (Rood 1975).

Although the adult male was seen with its young, it was never seen playing with them (the yearling male used to play with the cubs). This is contrary to Ewer's (1963) observations that male *Suricata* frequently played with cubs. The cubs were first seen alone at the age of 4 months.

Guarding the cubs

Between the ages of 4 months and 1 year, the cubs spent more and more time alone. However, the females are never far from the young, and ran to help the cub if it seemed to be in trouble.

The male also defends the young. In one of the rare observations in which the male was "baby sitting", the observer in the jeep made a quick movement and the cubs ran away quickly with bristled hairs towards the resting male. The male jumped to its feet and ran quickly towards the jeep. Defending the young is a major role of the male *Suricata*, while the female deals with nursing, grooming and cleaning (Ewer 1963).

Feeding the cubs

When the cubs began to eat solid food, their mother (or another female) brought food in her mouth to them. Even though the cubs began "exploration trips" with adults after the age of 6 weeks, they are left in a nearby bush while the adults hunt alone, and the prey was brought to them there. Again, the adults delivered food to any offspring that belonged to the same family.

Though the cubs were capable of hunting by themselves from the age of 4 months (the hand-reared cubs did so from the age of 2.5 months), the adults continued to give food to the young till they were 1 year old, and sometimes even afterwards. There was one observation in which an adult female gave up her food to a year and a half old male and even guarded him so that he could eat without being disturbed. Until the cubs were approximately 3.5 months old, the adult gave up their food without resisting. From that age on, it appears that the adults are unwilling to give up food. Every time one of the females caught something she ran away from the cubs. However, if they did not notice her, she waited till they saw the prey in her mouth and only then she started running. If the cubs lost contact with her, she waited till they found her again, and then continued running. When one of the cubs caught up with her, she dropped the booty with no objection, and stayed near the cub till it had finished eating. Most times the cub took the prey to the nearest bush and ate it there, and the female stood or lay down near the place to

guard the cub. EWER (1963) described similar behaviour in the *Suricata* and interpreted it as competition for food. In our opinion, this phenomenon may be compared to nestling feeding in birds. The one which rises higher and flaps its wings more vigorously, gets the food the parents bring. This ensures that when there is a shortage of food, the strongest will survive. In penguins, grown-up chicks are frequently forced to run after their parent in order to get food. Similarly, in mongoose, the cub that runs fastest would get the prey and this may be a way for the cubs to develop dexterity.

One of the adult females from Family No. 2 did not always behave according to this pattern and was observed several times running away with her booty without the cubs seeing it, in 1978 as well as in 1979.

Attachment of the young to their family

The young stay with their family until the next litter is born a year or even more later. A female yearling of Family 2 stopped appearing in the area when the 1979 cubs appeared, while the yearling male did show up, but much less frequently than before, and only for short visits. During these visits he spent most of the time with the newborn cubs.

The reason for the disappearance of the young may be male aggression: In 1978 a 6 months old cub was seen being chased by the male of Family 2 and was not seen again. In the captive family, when the breeding season approached, the male persistently chased and bit his yearling son but not his two yearling daughters. The yearling male had to be separated from the family, even though the adult female did not give birth in that year.

Food and foraging behaviour

The remains of the following food items were found in faeces: Invertebrates – Ticks (Ixodidae), Molluscs – Broken shells of various snails (*Helicella* spp., *Theba* spp.), a freshwater crab *(Potamon pomatios),* Crustacea: Decapoda; and various insects: beetles from the families Carabidae, Tenebrionidae and Scarabaeidae; ants (*Camponotus* spp.), flies (Syrphidae), bugs (Pentatomidae), crickets (Gryllidae) and cockroaches (Polyphagidae). Vertebrates – scales of fishes; Scales of various reptiles – lizards, skinks, and bones of an embryo of a terrapin *(Mauremys caspica);* bones of anuran amphibians (*Rana ridibunda, Bufo viridis* and *Hyla arborea*); claws and feathers of various birds, but mainly of domestic chicks; bones and teeth of various rodents rats – *(Rattus rattus*), voles – *(Microtus guentheri)* and others. Most remains were of domestic chicks, littered in garbage dumps in the study area and rats.

Although no quantitative study on food was made, the above list demonstrates the diversity of the mongooses' diet and habitats where they catch their food. Digging for insects or reptile eggs is done with the front legs and snout alternately. Insects are caught either incidentally or after active search. Mongooses were observed many times sniffing at the stems of annual plants and performing now and then sharp catching movements to pick up flower beetles from flowers, or collecting ants and other insects from the ground. Most fish were probably eaten after they died and were either washed ashore from the fish ponds or remained there after ponds were drained by the fishbreeders. Mongooses were, however, observed to fish in the drainage canals between the ponds.

Hunting was observed many times. Typically a mongoose was seen to either lay tense on the ground or stand frozen for a few seconds and then to run fast and catch the prey. Adults caught relatively large prey items by neck biting, and small items by head biting. The prey was killed instantly and eaten from its head. Young mongooses caught prey wherever they grabbed it, and sometimes while running to the bush, corrected their hold.

Mongoose in the study area scavenged in the local garbage dump, fed on dead chicks, human food remains and hunting rats. Finally, mongooses are well known as predators of

snakes, including venomous ones, such as *Vipera palaestinae,* and influence the population size of these snakes (Mendelssohn et al. 1971).

Interaction with other animals

Today mongoose have no predators in Israel apart from dogs. Some mongoose are killed by cars, but this poses no serious threat to the population.

In the study area, mongoose interacted with various wild animals. They were observed three times to approach a nutria *(Myocastor coypus)* den, but were attacked and retreated with bristled hairs. They react similarly when mobbed by spur-winged plovers *(Vanellus spinosus),* or hooded crows *(Corvus corone).* On the other hand they do not hesitate to approach feral cats, and young of the two species were observed playing together.

Acknowledgements

Thanks are due to H. Mendelssohn and U. Marder for their help in keeping the captive mongooses in the WRC, their encouragement and allowing us to use the WRC unpublished records; to D. Simon and E. Tchernov for identifying the mongooses' food; to O. Hochberg for allowing us to use his observations on the captive animals and to H. Mendelssohn and A. Terkel for their comments on the manuscript.

Zusammenfassung

Über die Biologie des Ichneumons, Herpestes ichneumon, in Israel

Die Biologie des Ichneumons *(Herpestes ichneumon)* in Israel wurde an freilebenden und gefangenen Individuen untersucht.

Diese vor allem dämmerungsaktiven Tiere leben in Familien, die aus einem erwachsenen Männchen und 2 bis 3 Weibchen mit ihren Jungen bestehen. Der größte Teil der Aktivität spielt sich in dichtem Pflanzenwuchs ab, weniger in offenem oder halboffenem Gelände. In ihrem Revier haben sie Wechsel, Markierungsstellen, die mit dem Sekret der Analdrüsen markiert werden, und Kothaufen. Die Markierungsstellen und die Kothaufen werden von allen Familienmitgliedern benutzt.

Die Paarungen finden zu Beginn des Frühlings statt. Normalerweise werfen Ichneumons einmal im Jahr, aber Zweitwürfe kommen vor, wenn die Jungen des ersten Wurfes verlorengingen. Das Paarungsverhalten wird beschrieben. Die Trächtigkeit dauert ungefähr 60 Tage, und die durchschnittliche Anzahl der Jungen ist 3,3 (S.D. + 0,67, n = 10). Die Entwicklung der Jungen wird eingehend beschrieben. Alle Familienmitglieder beteiligen sich an der Aufzucht der Jungen, die bei allen Muttertieren saugen können.

Ichneumons fressen Vertreter verschiedener Tiergruppen: Säuger, Reptilien, Vögel, Fische, Insekten und andere Arthropoden und Mollusken.

Literature

Dücker, G. (1960): Beobachtungen über das Paarungsverhalten des Ichneumon *(Herpestes ichneumon).* Z. Säugetierkunde **25,** 47–51.

Ewer, R. F. (1963): The behaviour of *Suricata suricata.* Z. Tierpsychol. **20,** 570–607.

— (1968): Ethology of Mammals. Logos Press.

Harrison, D. L. (1970): Mammals of Arabia. Vol. 2. London: E. Benn.

Hefetz, A.; Ben-Yaacov, R.; Yom-Fov,Y.; Lloyd, H. A. (1982): The anal gland secretion of the African mongoose, *Herpestes ichneumon.* Chemistry and function (in press).

Kruuk, H. (1972): The spotted Hyaena; a study of predation and social behaviour. Chicago: Univ. of Chicago Press.

MacDonald, D. W. (1978): Observations on the behaviour and ecology of the Striped Hyaena *(Hyaena hyaena)* in Israel. Isr. J. Zool. **27,** 189–198.

— (1979): The flexible system of the Golden Jackal, *Canis aureus.* Behaviour, Ecology and Sociology **5,** 17–38.

Mendelssohn, H.; Golani, I.; Marder, U. (1971): Agricultural development and the distribution of venomous snakes and snake bite in Israel. In: Toxins of Animal and Plant Origin. Ed. by A. de Vries and E. Kochva. London: Gordon and Breach.

Rasa, O. A. E. (1977): The ethology and sociology of the Dwarf Mongoose *Helogale undulata rufula.* Z. Tierpsychol. **43,** 337–406.

Rood, J. P. (1975): Population dynamics and food habits of the banded mongoose. E. Afr. Wildl. J. **13,** 89–112.

— (1978): Dwarf mongoose helpers at the den. Z. Tierpsychol. **48,** 277–287.
— (1980): Mating relationship and breeding suppression in the dwarf mongoose. Anim. Behav. **28,** 143–150.
ROSENNAN, N. (1970): Climate. In: Atlas of Israel. Published by Survey of Israel, Ministry of Labour, Jerusalem, and Elsevier Publishing Company, Amsterdam.
ZANNIER, F. (1965): Verhaltensuntersuchungen an der Zwergmanguste *Helogale undulata rufula* im Zoologischen Garten Frankfurt am Main. Z. Tierpsychol. **22,** 672–695.
ZOHARY, M. (1959): Geobotany. Israel: Sifriat Poalim.

Authors' address: RINA BEN-YAACOV and Prof. YORAM YOM-TOV, Zoological Department, Tel Aviv University, Tel Aviv, Israel 69978

Seasonal and local differences in the weight of European badgers (*Meles meles* L.) in relation to food supply

H. KRUUK and T. PARISH

Institute of Terrestrial Ecology, Banchory, Scotland

Receipt of Ms. 6. 7. 1982

Abstract

Studied were the weights of badgers *Meles meles* in the wild and in captivity. All animals were lighter in summer than in winter, despite the fact that captive badgers had food ad libitum. Captive badgers were heavier than wild ones, badgers from southern England were heavier than those from Scotland, and badgers from eastern Scotland heavier than those from the west. It is argued that the seasonal weight fluctuations occur independently of food supply, but differences between regions may be caused by food availability.

Introduction

The weights of wild European badgers (*Meles meles* L.) fluctuate more or less predictably with the seasons; here we describe an experiment which shows that this annual variation is independent of the availability of the badgers' natural foods.

In studies of mammalian ecology, the weight of animals is often used as an indicator of "condition", and linked to their chances of survival (review in HANKS 1981). Body weight is in many species closely related to nutritive status and food supply (KLEIN 1970; HANKS 1981). An increase in body weight in autumn and corresponding decrease in winter and spring, is known for several carnivores, e.g. bears (FOLK et al. 1972) and raccoon (MECH et al. 1968).

In the badger annual weight fluctuations have been noted by several authors (e.g. SOUTHERN 1977; NEAL 1977). In Britain the species feeds mostly on earthworms (SOUTHERN 1977; KRUUK 1978; KRUUK and PARISH 1981), which are more difficult to obtain during the dry summer months (KRUUK 1978), and this paper describes a test of the possibility that the badgers' low summer weight is caused by a shortage of food at that time of year. The opportunity to investigate this arose when we could, over a period of six years, weigh badgers which were kept in a large enclosure with a natural vegetation, and under natural climatic conditions, but with a controlled supply of food. If annual weight fluctuations of wild badgers were caused by variation in food availability, we would expect

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4801-0045 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 45–50

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

badgers with year-round access to an ample supply of food to show no such weight fluctuations. In addition, we compared weights of badgers from different areas in Britain and discuss these against a background of known differences in food supply in these areas.

Methods

Badgers were kept in a 40 m × 40 m enclosure in an area of natural birch woodland near Banchory, N. E. Scotland. The vegetation inside the enclosure consisted of birch (*Betula* spp.), rowan *(Sorbus aucuparia)*, broom *(Cytisus scoparius)*, bracken *(Pteridium aquilinum)*, blackberry (*Rubus* spp.) and various grasses. It was surrounded by a 1.5 m high chain-link fence; badgers had dug a large sett with about 8 entrances inside, but often preferred to sleep in the basement of a small house which was connected with the enclosure through an 8 m long, 30 cm diameter concrete tunnel. In 1976 there were three badgers in this enclosure, increasing to 8 in 1982 through reproduction; over the years several badgers had to be removed because of internal strife in the group, and two animals died. The animals were effectively wild, but were fed daily, mostly with dead day-old chicks, supplemented with peanuts or crushed barley, and with dead rabbits. Food presented to them was almost always slightly more than the badgers consumed. The enclosure itself provided some invertebrate food but probably in negligible quantities. Information on the badgers' weights was collected in two ways. Firstly, the animals were caught at irregular intervals, using a hypodermic dart with ketamine hydrochloride (25 mg/kg body weight) administered from a blowpipe. They were then weighed, using a Salter spring-balance, and released. Secondly, observations were collected using unrestrained badgers which walked onto a 1 m × 1 m aluminium platform suspended close to the ground from a Salter spring-balance; the badgers ate some peanuts on the platform and weight could be read from the observation hut above it. Weights of wild badgers were routinely collected during catching of badgers for radio-tracking studies in Wytham Woods, Oxford (Kruuk 1978) and in Scotland (Kruuk and Parish 1982; Parish and Kruuk 1982). Only information from badgers of over one year old is considered.

Results

Weights of wild badgers are presented in Fig. 1; our own data have been augmented with data extracted from Neal and Harrison (1958) of badgers killed in Devon and Somerset. In summer the animals are lighter than in winter, although the timing of the lowest point in the graph is different for the various categories. Using median tests (Siegel 1956) female badgers from Wytham and from Devon/Somerset are significantly lighter around the middle of the year (May–July; Fischer test, $p < 0.025$ for Wytham, $X^2 = 8.17$, $p < 0.01$ for Devon/Somerset), but males from Wytham are not (Fisher test, $p > 0.05$): they are significantly lighter in the July–October period (Fisher, $p < 0.005$). The number of observations on wild males is only small, however, and insufficient to draw conclusions about the exact timing of weight differences.

The captive badgers, with free access to food, showed similar seasonal fluctuations (Fig. 2); in May–July they were significantly lighter than at other times (♀♀: $X^2 = 9.77$, $p < 0.01$; ♂♂: $X^2 = 3.98$, $p < 0.05$). We did not measure actual food intake by the badgers,

Table

Weights of badgers from three areas in Northern Scotland

Mean weight in kgs. ± s.d.	West Coast (near Arisaig)	North-Central (near Aviemore)	East Coast (near Peterhead)
♂♂	8.4 ± 0 (n = 2)	8.8 ± 1.4 (n = 14)	10.4 ± 0.9 (n = 6)
♀♀	6.7 ± 0.7 (n = 4)	8.0 ± 1.2 (n = 17)	9.6 ± 1.5 (n = 11)

Statistical evaluation: ♂♂, East coast versus North-Central: $U = 16$, $p < 0.025$; ♀♀, East Coast versus North-Central: $U = 41.5$, $p < 0.025$; North-Central, ♂♂ versus ♀♀: $U = 82.5$, $p < 0.05$; East Coast, ♂♂ versus ♀♀: $U = 18.5$, $p < 0.05$.

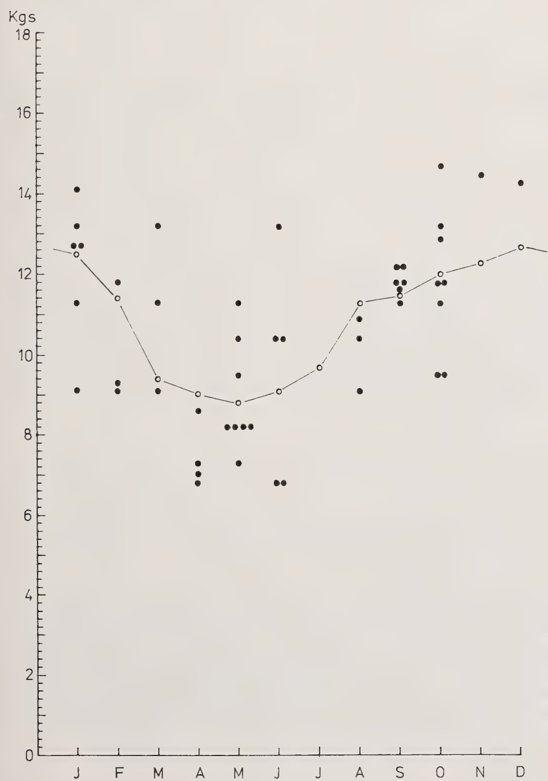


Fig. 1. Weights of wild badgers in southern England. *1a (top left):* Male; *1b (top right):* Female badgers, Wytham Wood, Oxfordshire; *1c (bottom):* Female badgers from Devon and Somerset, data from NEAL and HARRISON (1958). Lines connect three-point moving averages

but the overall impression was that the captive badgers ate less in summer than in spring or autumn.

There were differences between the various categories of badgers in their average weights; for instance, female badgers collected by NEAL and HARRISON (1958) had a median weight of 10.9 kg, the females from Wytham only 8.4 kg ($X^2 = 14.3$, $df = 2$, $p < 0.001$). Captive females were significantly heavier than the Devon/Somerset females still, with a median weight of 12.6 kg ($X^2 = 14.6$, $df = 2$, $p < 0.001$; data for the captive animals treated as independent of each other). Captive males were heavier than captive females, with a median weight of 14.4 kg ($X^2 = 31.2$, $df = 2$, $p < 0.001$), and amongst wild badgers in Wytham males were heavier than females (median 10.4 kg as compared with 8.4 kg, $X^2 = 66.4$, $df = 1$, $p < 0.01$). In Scotland we found indications that the weight of badgers increased from west to east (Table); there were significant differences between our study areas.

Discussion

Our observations on the weights of badgers which had access to a surfeit of food show that the seasonal fluctuations in weights of wild badgers need not be related to food availability. A factor other than food must be important, a physiological mechanism triggered perhaps by the change in daylight, or temperature.

The seasonal weight fluctuations are probably mostly caused by fluctuations in the

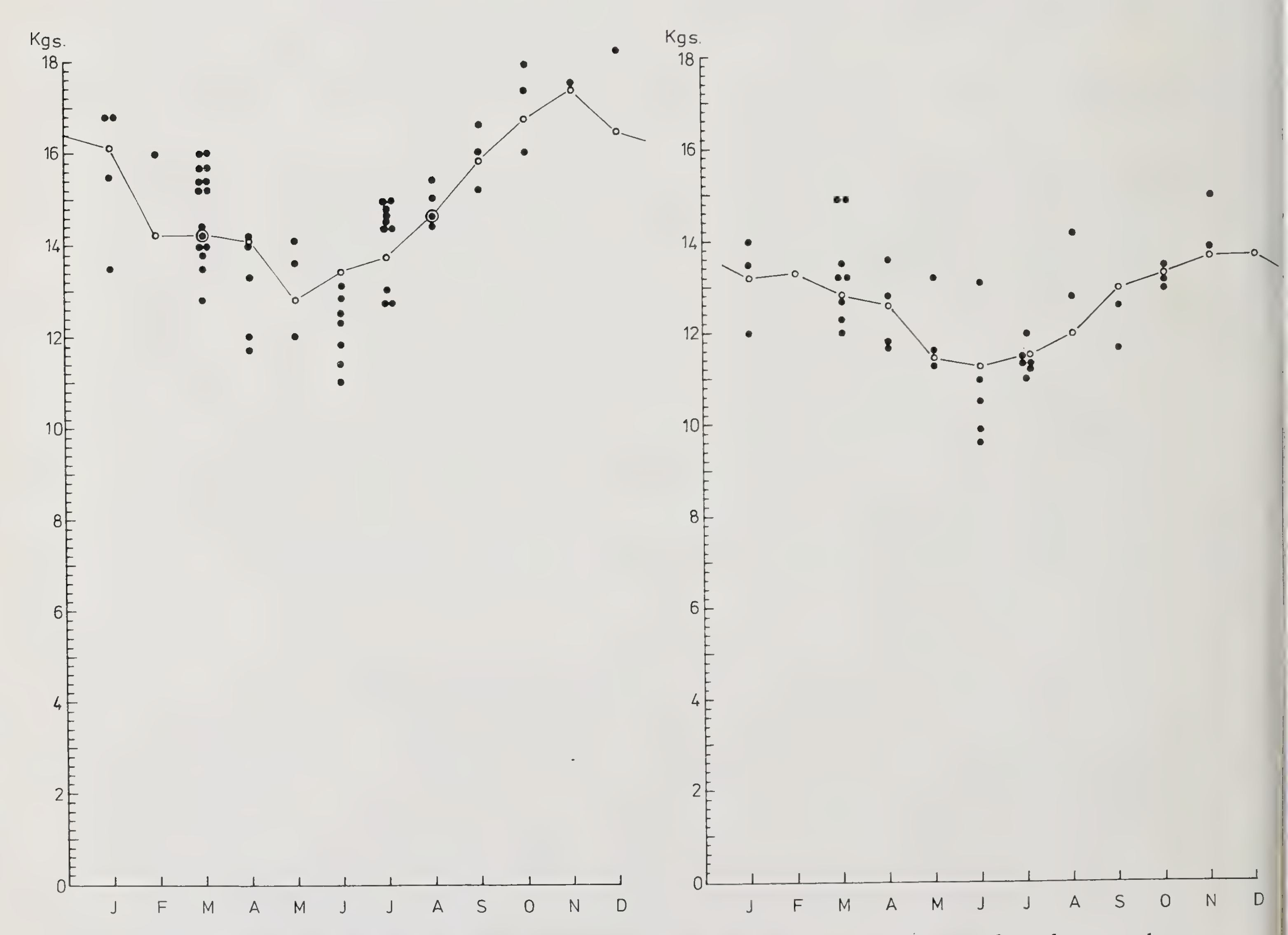


Fig. 2. Weights of captive badgers in semi-natural environment. *2a (left):* Males, *2b (right):* Females. Lines connect three-point moving averages

amount of fat, stored subcutaneously as well as intertestinally and around the kidneys (H. AHNLUND, pers. comm.; own observations). Badgers forage little in late autumn and winter, on many days not at all, even though there may be much food around including earthworms (unpublished observations); the animals must be metabolising their fat then. On the other hand, our present data suggest that in the summer months badgers do not put on fat, despite a surfeit of food. It could be that this surfeit of food is only apparent, and that the shorter length of the night causes shorter foraging times, therefore a decrease in food intake. However, the captive badgers tend to eat their food in a fairly short time, 1–2 hrs at most, and in summer often do so when it is still daylight; at all seasons, foraging occupies a relatively small part of the animals' time. It is possible also that there is an increase in metabolic rate in the summer, independent of food intake; we have no evidence of this, but as the animals are more active in early spring and in autumn this seems not very likely. European badgers also do not cache food (unpublished observations) unlike many other Mustelids, including the American badger *Taxidea taxus* (SNEAD and HENDRICKSON 1942). We conclude, therefore, that at least during the summer badgers do not fully utilize the available resources.

All this does not mean, of course, that other observed differences in weight between badgers are not induced by resource availability. There can be little doubt that in times of food stress badgers do not put on as much fat as in times of plenty. Probably, the fact that captive badgers are heavier (NEAL 1977; this paper), whether due to fat or skeletal differences, is related to differences in food availability. This may also explain the variation in body weight between our Scottish study areas (Table); there was a large increase in the availability of earthworm biomass per badger when going from west to east coast in Scotland (KRUUK and PARISH 1981). A similar difference in food availability (e.g. the very short nights in summer in Scotland) could be responsible for the overall differences in body weight between north and south in Britain.

Acknowledgements

We are grateful to CHARLIE GRIFFIN for looking after the captive badgers. Mr. P. MALLINSON assisted with the fieldwork in Wytham Woods. Drs. M. GORMAN and D. JENKINS made usefull comments on the manuscript.

Zusammenfassung

Saisonale und regionale Unterschiede im Gewicht von Dachsen (Meles meles L.) in Beziehung zum Nahrungsangebot

Die Gewichte freilebender und in Gefangenschaft gehaltener Dachse *(Meles meles)* wurden in Abhängigkeit von der Jahreszeit verglichen. Freilebende wie gefangengehaltene Dachse waren im Sommer leichter als im Winter. Dies kann nicht auf unterschiedlichem Nahrungsangebot beruhen, da die gefangenen Dachse stets im Überfluß zu fressen hatten. Sie erreichten höhere Gewichte als freilebende Dachse, und Tiere aus Südengland wurden schwerer als schottische. Dachse aus Ostschottland wogen mehr als westschottische. Im Gegensatz zu den jahreszeitlichen Gewichtsschwankungen könnten die regionalen durch ein unterschiedliches Nahrungsangebot verursacht werden.

Literature

CORBETT, G. B.; SOUTHERN, H. N. (ed.) (1977): The handbook ob British mammals. 2nd ed. Blackwell, Oxford.

FOLK, G. E.; FOLK, M. A.; MINOR, J. J. (1972): Physiological condition of three species of bear in winter dens. In: Bears, their biology and management. Ed. by S. HERRERO. Morges: IUCN Publ. 107–124.

HANKS, J. (1981): Characterisation of population condition. In: Dynamics of large animal populations. Ed. by C. W. FOWLER and T. D. SMITH. New York: J. Wiley and Sons.

KLEIN, D. R. (1970): Food selection by North American deer and their response to over-utilisation of preference plant-species. In: Animal populations in relation to their food resources. Ed. by A. WATSON, Oxford: Blackwell, 25–46.

KRUUK, H. (1978): Spatial organisation and territorial behaviour of the European badger *Meles meles*. J. Zool. (Lond.) **184**, 1–19.

Kruuk, H.; Parish, T. (1981): Feeding specialisation of the European badger *Meles meles* in Scotland. J. Anim. Ecol. **50**, 773–788.
Mech, L. D.; Barnes, D. M.; Tester, J. R. (1968): Seasonal weight changes, mobility and population structure of raccoons in Minnesota. J. Mammalogy **49**, 63–73.
Neal, E. G. (1977): Badgers. Poole: Blandford.
Neal, E. G.; Harrison, R. J. (1958): Reproduction in the European badger (*Meles meles* L.). Trans. Zool. Soc. Lond. **29**, 67–130.
Parish, T.; Kruuk, H. (1982): The uses of radio-tracking combined with other techniques in studies of badger ecology in Scotland. Symp. Zool. Soc. Lond. **49**, 291–299.
Siegel, S. (1956): Non-parametric statistics for the behavioral sciences. New York, Sydney: McGraw-Hill.
Snead, E.; Hendrickson, G. O. (1952): Food habits of the badger in Iowa. J. Mammalogy **23**, 380–391.

Authors' address: Dr. Hans Kruuk and Mr. Tim Parish, Institute of Terrestrial Ecology, Banchory AB3 4BY, Scotland

The effect of seal hunting in Germany on the further existence of a harbour seal population in the Dutch Wadden Sea

By P. J. H. Reijnders

Research Institute for Nature Management, Den Burg, Texel, The Netherlands

Receipt of Ms. 10. 6. 1982

Abstract

Calculated influence of dispersal and hunting pressure on seals in the Wadden Sea. Due to pollution effects pup production in the Dutch seal population is too low compared to the stable population in Schleswig-Holstein. Nevertheless, aerial surveys showed that the total number of seals remained fairly stable at about 500 specimens since 1974. It is demonstrated that since hunting was stopped in Niedersachsen and Schleswig-Holstein unrestricted dispersal in the Wadden Sea area could take place. It is calculated that the Dutch seal population in 1980 contained 41 % animals originating from outside the area. Besides another 15 % of the animals were repatriated by seal nursery stations. Abstinence of hunting in the whole area is of vital importance for the further existence of a harbour seal population in the Dutch Wadden Sea.

Introduction

The stock of harbour seals occurring in the Wadden Sea area (Fig. 1) has to be considered as one population. Tagging of young seals within the area (Wipper 1975; Drescher 1979; van Haaften, pers. comm.) and outside the area (e.g. Bonner and Witthames 1974) showed that random dispersal occurs within the Wadden Sea but exchange with other areas is negligible. However, the large estuaries of the rivers Ems and Elbe and the Hindenburg dam to Sylt act as geographical barriers and therefore it is assumed that with respect to mature seals four "sub" populations can be distinguished.

Regular aerial surveys showed that at least since 1960 the total number of seals in the Wadden Sea decreased, although since 1973 a slight increase is noted (Reijnders 1981). Studies on population dynamics carried out in The Netherlands (Reijnders 1978) revealed that compared to the fairly stable population in Schleswig-Holstein pup production in the Dutch seal population is too low (Fig. 1). This is probably caused by pollution (Reijnders

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4801-0050 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 50–54

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

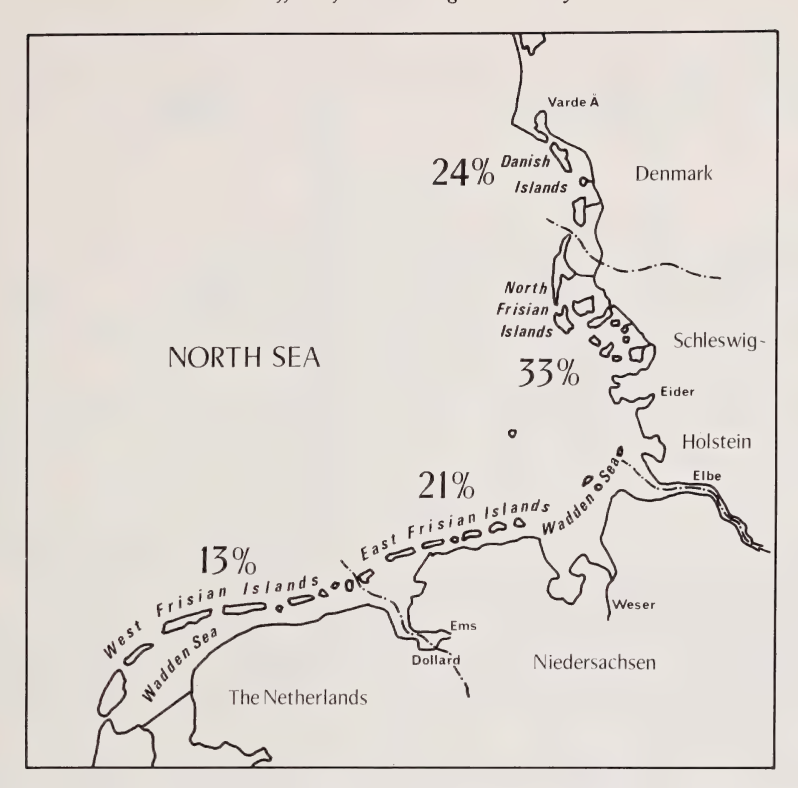


Fig. 1. Map of the international Wadden Sea and percentages of pups born per subadult and adult seals in the different areas during 1977–1981

1980). In spite of that phenomenon the numbers in the Dutch area fluctuate around 500 specimens (Fig. 2) since 1974.

It is the aim of this paper to discuss the respective population parameters in order to obtain information on the background of this stability.

Population parameters

Pup production

Data on reproduction (percentages of pups/subadults and adults) in the areas of Denmark, Schleswig-Holstein, Niedersachsen and The Netherlands are given in Fig. 1. Comparison of earlier data for Niedersachsen by Wipper (1974) reveals that pup production in Niedersachsen did not change considerable during 1970–1978. Pup production in the Dutch area during 1964–1973 is calculated according to the equation of population growth applied in Reijnders (1978). It is found that during that period pup production should have been lower than nowadays: 12 % instead of 16 %.

Mortality

Mortality amongst subadult and adult seals is difficult to assess. Strandings of dead seals reflect more their chances of being found than a reliable population sample. Only for juvenile seals the situation is different because they can be easily recognized as such. A

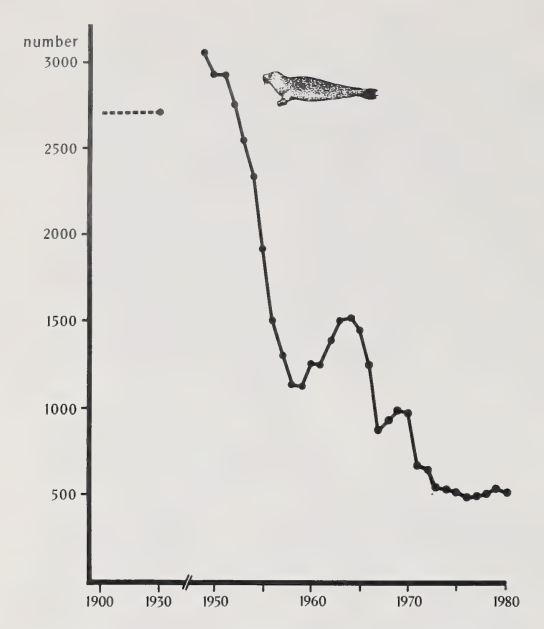


Fig. 2. Total numbers of harbour seals (incl. juveniles) in the Dutch Wadden Sea. – – – – estimates based on bounty data; ——— until 1958 based on bounty data and since 1959 on aerial surveys

numbers
1000 900 800 700 600 500 400 300 200 100
1970 1972 1974 1976 1978 1980
influx from Germany
repatriation
recruited from the resident population

Fig. 3. Actual numbers of harbour seals in the Dutch Wadden Sea based on aerial surveys (●—●). Dotted lines denote estimated numbers if influx (●- - -●) and also repatriation (○- - -○) had not found place

recruitment model devised by Fransz (1979) and Fransz and Reijnders (1978) enables the calculation of juvenile mortality on basis of surveys of living juveniles during the pupping season. In that way it was calculated that the overall first year mortality in the Dutch population is about 60 % (Reijnders 1978). Drescher (1979) arrives via strandings and some assumptions at the same figure for Schleswig-Holstein as was calculated by Reijnders (1978). Therefore, it is tentatively believed that this is a reliable figure.

On the basis of strandings of dead juveniles it is concluded that mortality amongst juveniles did not change dramatically during 1970–1978.

Migration

Reijnders (1978) states already that with respect to the Dutch area immigration must occur. Aerial surveys during three subsequent years provided data to calculate for the summer of 1977 under certain assumptions on mortality rates – the number of subadults (1, 2 and 3 years old animals) which should be recruited from the locally occurring population. By track width measurements in the same year the actual number of subadults was also obtained. It appeared that about 20 % more subadults occurred than could have been recruited from the parent stock both by survival of juveniles, born in the wild and those repatriated by nursery stations. Hence, an additional influx must have taken place.

Migration, especially of juveniles amongst pinnipeds is well known (Sergeant 1965; Wada 1969; Bonner and Witthames 1974; Johnson 1975). A comprehensive tagging programme by Wipper (1975) and to a lesser extent by van Haaften (pers. comm.) showed that from a certain tagging centre in the Wadden Sea about 15 % of the juveniles move (north-)eastwards and the same quantum (south-)westwards. Assuming that tagging does not alter dispersal behaviour and that the chances of tag recovery are equal in each area, it is clear that before the severe decrease in the Dutch area started a balance must have

existed in exchange between Niedersachsen and The Netherlands because of roughly equal population size and recruitment. But as pup production in the Dutch population decreased an unbalance was created and as a result more seals will have moved from Niedersachsen to The Netherlands than vice versa.

Discussion

From the population parameters discussed before it can be deduced that since 1974 a low pup production in the Dutch population is counterbalanced by a net immigration into The Netherlands from Niedersachsen and to a very small extent from Schleswig-Holstein, as can be derived from Drescher (1979). Still the question is open when this net influx started and what its contribution to the whole Dutch population is nowadays. In this respect the hunting of juvenile seals for their fur will have had a large influence on the normally unrestricted ocurring dispersal. It can be derived from Meyer (1964) that in The Netherlands between 1950 and 1960 nearly all newborn pups were killed whereas in Niedersachsen up to 1970 more than 80 % of the annual seal kill consisted of pups (Wipper 1972). It is concluded that at that time when the numbers of seals in both areas were equal, dispersal took place at a very low level due to lack of juvenile animals.

In spite of cessation of hunting in The Netherlands since 1962, emigration from this area will not have increased considerably because pup production decreased after 1964 as is mentioned before. But a heavy hunting pressure especially in Niedersachsen is likely to have inhibited a net influx of seals to The Netherlands. But after hunting was prohibited in Niedersachsen in 1971 and in Schleswig-Holstein in 1973 an enhanced dispersal could take place. This enables the calculation of the migration of animals from Niedersachsen and Schleswig-Holstein to The Netherlands and vice versa under the following assumptions:

1. The percentage of pups that disperse is applied on the number of pups present after the first initial juvenile mortality and mortality in the rest of their first year is equal to that for subadults and adults (Wipper 1972; Reijnders 1978 and van Haaften, pers. comm.).
2. Population characteristics i.e. sex ratio, survival rates, age of sexual maturity, fecundity are the same in all areas: the values are the same as those used by Reijnders (1978).
3. Immigrant seals become stationary like the older original ones as can be concluded from the fact that in The Netherlands since 1974 nearly every year about equal numbers on the very same spots on specific sandbanks occur in spite of low pup production.
4. Immigrants exhibit the same population characteristics as stationary animals.

At the same time hunting was stopped, two seal nursery stations in Norden (Niedersachsen) and Pieterburen (The Netherlands) started to nurse and repatriate orphaned and ill seals. If the same assumptions as mentioned earlier are also applicable to these animals, this extra contribution to the population and migration as well can be accounted for too. The course of the contributions by influx and repatriation is shown in Fig. 3.

It is calculated that in 1980 the total population in the Dutch Wadden Sea consisted of 41 % immigrants, 15 % repatriated animals and 44 % born in the area itself. This implies that for the further existence of a seal population in the Dutch Wadden Sea unrestricted dispersal of juvenile seals is essential. Therefore absence of hunting in the whole area is a very important factor.

Next to this, both the contribution of the seal nursery stations and the establishment of seal reserves create conditions for an artificial decrease of juvenile mortality. This offers the opportunity to close the gap in pup production in the Dutch seal population. Otherwise this population would arrive in a critical situation within a few years (Fig. 3). One could argue that hunting in Schleswig-Holstein would have a minor effect on the Dutch seal population. However, as stated before, the stock of seals present in the Wadden Sea is an entity and besides reproduction in the population of Niedersachsen has decreased too.

Wipper (1974) found a pup production percentage of 28 whereas in 1980 only 20 % was noted (European Seal Group 1980). Within the limits of the data available (Wipper 1975; Drescher 1979) it is estimated that in 1980 about 10 % of the animals present in Niedersachsen originated from a net influx out of Schleswig-Holstein. That could be an explanation for the relatively high share of subadults present in Niedersachsen (European Seal Group 1979). The population in Schleswig-Holstein is because of the present optimal conditions, reflected in the highest percentage of pups, of vital importance for the total population in the Wadden Sea (see also Drescher 1979).

Zusammenfassung

Auswirkungen der Seehundbejagung in Deutschland auf die weitere Existenz einer Seehundpopulation im niederländischen Wattenmeer

Die Geburtenrate der Seehundpopulation im niederländischen Wattenmeer ist durch Schadstoffbelastung zu niedrig im Vergleich zur stabilen Population im schleswig-holsteinischen Wattenmeer. Trotzdem wurde durch Flugzeugzählungen festgestellt, daß die Gesamtzahl der Seehunde seit 1974 bei etwa 500 Tieren liegt.

Es wird dargelegt, daß eine unbehinderte Verbreitung von Jungtieren im gesamten Wattenmeer stattfinden konnte, seitdem die Seehundjagd in Niedersachsen und Schleswig-Holstein beendet wurde. Berechnungen ergaben, daß 41 % der niederländischen Seehundpopulation im Jahre 1980 aus anderen Bereichen des Wattenmeeres stammten. Außerdem sind nochmals weitere 15 % der Tiere von mehreren Seehundaufzuchtstationen wieder freigesetzt worden.

Das niedersächsische und insbesondere das schleswig-holsteinische Wattenmeer ist wegen der dort vorhandenen günstigen Geburtenrate der Seehunde von erheblicher Bedeutung für die gesamte Seehundpopulation des Wattenmeeres. Es wird mit Nachdruck betont, daß die Durchführung der Jagd in dem ganzen Gebiet unterlassen werden sollte, um die weitere Existenz einer Seehundpopulation im niederländischen Wattenmeer nicht zu gefährden.

References

Bonner, W. N.; Witthames, S. R. (1974): Dispersal of common seals *(Phoca vitulina)* tagged in the Wash, East Anglia. J. Zool. (Lond.) **174**, 528–531.

Drescher, H. E. (1979): Biologie, Ökologie und Schutz der Seehunde im schleswig-holsteinischen Wattenmeer. Beitr. z. Wildbiologie, H. I.

European Seal Group (1979): Report on annual meeting. Kristineberg, Sweden.

European Seal Group (1980): Report on annual meeting. Cambridge, U.K.

Fransz, H. G. (1979): Estimation of birth rate and juvenile mortality from observed numbers of juveniles in a mammal population with normally dispersed reproduction. Ecol. Modell. **7**, 125–133.

Fransz, H. G.; Reijnders, P. J. H. (1978): Estimation of birth rate and juvenile mortality from observed numbers of juveniles in a seal population with normally dispersed reproduction, ICES, Mar. Mamm. Ctee, C.M. 1978/N: 7.

Johnson A. M. (1975): The status of the northern fur seal populations. Rapp. P. – v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer. **169**, 263–266.

Meyer, F. W. (1964): De zeehond aan onze kust. Ned. Jager **69**, 626–627.

Reijnders, P. J. H. (1978): Recruitment in the harbour seal *(Phoca vitulina)* population in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea. Res. **12**, 164–179.

Reijnders, P. J. H. (1980): Organochlorine and heavy metal residues in harbour seals from the Wadden Sea and their possible effects on reproduction. Neth. J. Sea. Res. **14**, 30–65.

Reijnders, P. J. H. (1981): Management and conservation in the harbour seal *(Phoca vitulina)* population in the international Wadden Sea area. Biol. Conserv. **19**, 213–221.

Sergeant, D. E. (1965): Migration of Harp seals, *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben), in the Northwest Atlantic. J. Fish. Res. Bd. Can. **22**, 433–464.

Wada, K. (1969): Sanriku-oki no ottosei no kaiyo ni tsuite. Tokai-ku Suisan Kenkyusho Kenkyo Hokoku **58**, 19–82 (1971). Migration of northern fur seals along the coast of Sanriku. Fis. Res. Bd. Can. (Transl. Series no. 1682).

Wipper, E. (1974): Die ökologischen und pathologischen Probleme beim Seehund (*Phoca vitulina* Linné, 1758) an der niedersächsischen Nordseeküste. Diss. Univ. München.

Wipper, E. (1975): Jahreszeitliche Wanderungen bei Seehunden. Natur und Museum **105**, 346–350; 375–380.

Author's address: Peter J. H. Reijnders, Research Institute for Nature Management, P.O. Box 59, 1790 AB Den Burg-Texel, The Netherlands

Synostotische Knochen spätpleistozäner Elefanten

Von D. Mol

Eingang des Ms. 3. 8. 1982

Abstract

On radio-ulnar synostosis of late–pleistocene elephants

Discusses the occurrence of radio-ulnar synostosis among fossil remains belonging to *Mammuthus primigenius* (Blumenbach 1799) and opposes the view held until now that this synostosis is to be regarded as an adaptation specific to *Elephas falconeri* (Busk 1868) as a result of its insular environment.

The material on which this conclusion is based was dredged from younger Pleistocene deposits in the German Federal Republic and the Netherlands and is partly in the collection of the author.

Einleitung

Accordi and Colacicchi (1962, S. 226) beschreiben die Synostose von Radius und Ulna (proximal, medial and distal) sowie von Tibia und Fibula (proximal und distal) bei dem Zwergelefanten *Elephas falconeri* (Busk 1868) vom Fundort Spinagallo im SO Siziliens: "The long bones of the limb certainly are the most frequent pieces: many of them are entire and many are broken, but they can be restored. Very many young bones have lost the epiphysis as they were not ossified. A peculiar characteristic is that in the couple radius-ulna and tibia-fibula the two bones are joined, whilst in the actual elephants and in the fossil ones of a normal size, they are disjoined."

Auch nach der Auffassung Sondaar's (1977, S. 686) ist diese Synostose ein spezifisches Merkmal der insularen Formen: ". . . a firm fusion between radius and ulna, and between tibia and fibula which resulted in a reduction in the degree of lateral mobility as compared to the mainland elephants."

Diese Annahme ist jedoch unrichtig, da uns Synostose auch bei Elefanten normaler Größe begegnet, wie ich unten zeigen werde. Außerdem möchte ich davor warnen, Synostose als eine pathologische Erscheinung zu deuten, wie es z. B. Rutten (1909, S. 35) anläßlich einer Ulna von *Mammuthus primigenius* (Blumenbach 1799) tat: „An dem einen weisen größere, rauhe Stellen an der Vorderseite der Diaphyse auf eine beginnende Ankylose mit dem Radius.“ Für „Ankylose“ ist hier m. E. „Synostose“ einzusetzen. Viele Ulnae des Mammuts zeigen diese rauhen Stellen, die lediglich beweisen, daß Radius und Ulna unbeweglich verbunden waren. Dieser Zustand ist charakteristisch für alle Elefanten, groß oder klein, und darüber hinaus für alle Huftiere. Das Spatium interosseum ist dabei entweder mit Bindegewebe, Knorpel oder Knochengewebe ausgefüllt. Die Abbildung einer Synostose von Radius und Ulna eines wollhaarigen Mammuts bei Toepfer (1963) wurde – wiederum zu Unrecht – einer Serie von Knochen mit pathologischen Merkmalen beigefügt. Die Beispiele zeigen, wie lange die Synostose beim Mammut trotz ihres Vorhandenseins verkannt wurde.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4801-0055 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 55–59

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Material und Ergebnisse

Fund Nr. I

Im Jahre 1974 kam ich in den Besitz einer dem wollhaarigen Mammut zuzuschreibenden, synostotische Radius-Ulna sin. (Sammlung D. Mol, Inv.-Nr. 524).

Das Stück stammt aus einer Kiesbaggerei bei Eich, ca. 15 km nördlich von Worms, Rheinhessen, BRD.

Dem Radius und der Ulna fehlen die distalen Gelenke. Die proximalen Gelenke der beiden Knochen sind überhaupt nicht miteinander verwachsen. Die Synostose hat nur am distalen Teil der Diaphyse stattgefunden, was die Vermutung nahelegt, daß auch die distalen Gelenke miteinander verwachsen gewesen sind. Die Bruchfläche am distalen Ende der Diaphysen erlaubt wegen der völligen strukturellen Einförmigkeit der Spongiosa nicht einmal die Feststellung der Grenze zwischen Radius und Ulna.

Fund Nr. II

Der zweite Fund datiert vom Jahre 1980. Der Fundort ist eine Kiesbaggerei bei Bodenheim-Roxheim, südlich von Worms, Rheinhessen, Bundesrepublik Deutschland. Es handelt sich hier um eine Radius-Ulna dex., ebenfalls eines Mammuts (Sammlung D. Mol, Inv.-Nr. 1006). Das Fragment umfaßt die proximalen Gelenke von Radius und Ulna, die miteinander verwachsen sind, und zwar so, daß der linke Teil der Gelenkfläche des Radius mit der lateralen Gelenkfläche der Ulna verbunden ist. Die Scheidungslinie zwischen der lateralen und der medialen Fläche der Ulna ist deutlich sichtbar. Sie reicht bis 1 cm tief.

Der Radius ist entlang der Diaphyse bis 15 cm in distaler Richtung – gemessen vom proximalen Gelenk – mit der Ulna verwachsen. Die rauhe Oberfläche an der Vorderseite der Ulna, die schon Rutten (1909) beschrieb, ist auch an diesem Fragment deutlich wahrzunehmen, da der Radius weiter nach oben abgebrochen ist.



Abb. 1. Proximalfragment Radius-Ulna dex. von *Mammuthus primigenius* (Ansicht von oben; ca. ¼ nat. Größe). Fundort: Bobenheim-Roxheim, südlich von Worms/Rheinhessen. Sammlung: D. Mol, 's-Heerenberg (Inv.-Nr. 1006). Zeichnung: J. A. van Essen. – *Abb. 2.* Proximalfragment Radius-Ulna dex. von *M. primigenius* (von kranial; ca. ¼ nat. Größe). Fundort, Sammlung und Zeichnung wie Abb. 1

Fund Nr. III

Eine synostotische Radius-Ulna dex. von *Mammuthus primigenius* befindet sich im Museum für Ur- und Ortsgeschichte zu Bottrop, BRD (Museum Bottrop, Inv.-Nr. 4/4.001).

Das Stück wurde aus dem Emscherkanal im Ruhrgebiet aufgebaggert.

Es fehlen ein Teil der Diaphyse und die beiden distalen Gelenke. Wie bei Fund Nr. II ist auch hier der linke Teil der Gelenkfläche des Radius mit der lateralen Gelenkfläche der Ulna verwachsen. Entlang den Diaphysen reicht die Synostose bis 26,5 cm in distaler Richtung. Die Gesamtlänge des Radiusfragments beträgt 36,5 cm.

Fund Nr. IV

Ein sehr schönes Exemplar einer synostotischen Radius-Ulna dex. befindet sich im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle Ludwigsburg, BRD.

Es wurde im Jahre 1972 bei Lampertheim (Oberrhein) aus quartären Rheinschottern aufgebaggert und von Prof. Dr. K. D. Adam dem *Mammuthus* cf. *primigenius* zugeschrieben.

Die distalen Epiphysen des Radius und der Ulna fehlen. Sie haben sich entlang der Epiphysennaht gelöst. Der Radius ist – wie bei den Funden II und III – proximal mit der Ulna verwachsen. Die Verwachsung hat jedoch ein sehr geringes Ausmaß. Die Länge des Radius beträgt 52 cm, die der Ulna 60 cm.



Abb. 3. Radius-Ulna dex. von *M.* cf. *primigenius* (Ansicht von oben; ca. 1/7 nat. Größe). Fundort: Lampertheim/Oberrhein. Sammlung: Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart. Foto: Lumpe, Ludwigsburg. Dem Verfasser freundlichst zur Verfügung gestellt von Prof. Dr. K. D. Adam

Fund Nr. V und Nr. VI

Zwei weitere Beispiele von synostotischen Verbindungen von Radius und Ulna befinden sich in der Sammlung des geologischen Instituts der Universität Utrecht (Inv.-Nr.: GW 179 und GW 183). Beide wurden in den sechziger Jahren aus der Maas bei Gewande, nördlich von 's-Hertogenbosch, NL, aufgebaggert. Es handelt sich um ein linkes und ein rechtes Exemplar. Beide stammen vom wollhaarigen Mammut. Ob sie einem einzigen Individuum zugehörten, läßt sich nicht mit Sicherheit bestimmen.

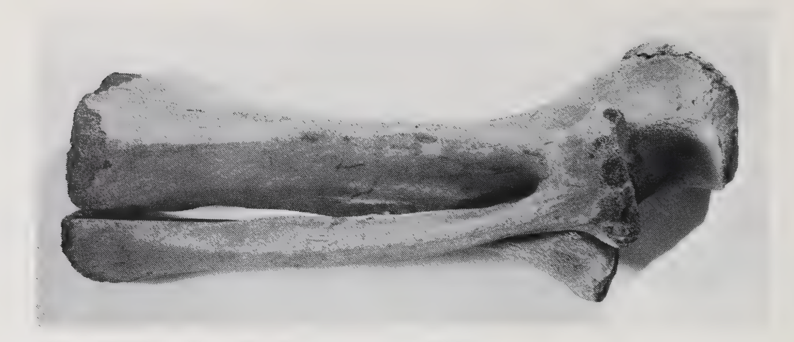


Abb. 4. Radius-Ulna dex. von *M.* cf. *primigenius* (Ansicht von vorn; ca. 1/7 nat. Größe). Fundort, Sammlung und Foto wie Abb. 3

Bei der Nr. GW 179 (Radius-Ulna sin.) fehlt die distale Epiphyse. Der rechte Teil der proximalen Gelenkfläche des Radius ist mit der lateralen Fläche der Ulna verwachsen. Entlang den Diaphysen reicht die Verwachsung bis 10 cm in distaler Richtung. Eine Aussage über die eventuelle Verwachsung der distalen Epiphysen ist durch Beschädigung unmöglich geworden.

Der Nr. GW 179 entsprechend, ist bei GW 183 (Radius-Ulna dex.) der linke Teil der proximalen Gelenkfläche des Radius mit der lateralen Gelenkfläche der Ulna verwachsen. Die beiden Diaphysen sind frei voneinander, und das distale Gelenk des Radius fehlt. Es hat sich entlang der Epiphysennaht gelöst. Der Ulna fehlen ein kleiner Teil der Diaphyse und das distale Gelenk. Ein Teil der Epiphysennaht, die mit jener des Radius verwachsen ist, ist noch anwesend.

Fund Nr. VII

Im Naturmuseum zu Enschede, NL, befindet sich ein Fragment einer synostotischen Radius-Ulna sin. des wollhaarigen Mammuts. Die Angaben über Fundort und -umstände sind leider verschollen. Bloß ein Teil der Diaphyse des Radius ist vorhanden, und die Gelenkfläche fehlt. Von der Ulna gibt es nur noch einen Teil der Diaphyse mit der medialen Fläche der Epiphyse. Die Verwachsung der beiden Knochen erstreckt sich auf 21 cm, gemessen von der medialen Fläche der Ulna. Die Länge des Radiusfragments beträgt 17 cm.

Aus den hier gegebenen Kurzbeschreibungen geht hervor, daß die Synostose von Radius und Ulna sehr variabel ist. Sie ist nicht pathologischer Art und wirkte nicht hemmend auf die Beweglichkeit des Beines.

Die Synostose von Tibia und Fibula, bekannt von *Elephas falconeri,* habe ich unter den Überresten größerer Elephanten bis heute nicht aufgefunden.

Es muß jedoch beachtet werden, daß der Prozentsatz der Synostosen nach dem bekanntgewordenen Fundmaterial bei *Mammuthus primigenius* nicht an die Zahlen für *Elephas falconeri* heranreicht.

Danksagung

Für die vielen Ratschläge und die kritische Durchsage des Artikels schulde ich Herrn Dr. D. A. Hooijer (Oegstgeest) meinen herzlichen Dank. Ich danke auch Herrn Prof. Dr. K. D. Adam (Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle Ludwigsburg) und Herrn A. Heinrich (Museum für Ur- und Ortsgeschichte Bottrop) für die bereitwillig gegebenen Auskünfte über die in ihren Museen befindlichen Stücke, ebenso wie Herrn J. A. van Essen für die Übersetzung aus dem Niederländischen.

Zusammenfassung

Die Auffassung, daß die unbewegliche Verbindung von Radius und Ulna bei pleistozänen Elefanten das Merkmal einer Zwergform, d. h. einer dem Inselmilieu angepaßten Art sei, ist unrichtig.

Eine Anzahl von Funden synostotischer Verbindungen von Radius und Ulna, die alle von Exemplaren normaler Größe aus dem späten Pleistozän Westeuropas stammen, erbringt dazu den Nachweis.

Literatur

Accordi, B.; Colacicchi, R. (1962): Excavations in the Pigmy Elephants Cave of Spinagallo (Siracusa). Geol. Rom. **1**, 217–229.

Ambrosetti, P. (1968): The Pleistocene dwarf elephants of Spinagallo (Siracusa, South-eastern Sicily). Geol. Rom. **7**, 277–398.

Leinders, J. J. M.; Sondaar, P. Y. (1974): On functional fusions in footbones of Ungulates. Z. Säugetierkunde **39**, 109–115.

Rutten, L. M. R. (1909): Die diluvialen Säugetiere der Niederlande. Diss., Utrecht.

Sondaar, P. Y. (1977): Insularity and its effect on Mammal Evolution. In: Major Patterns in Vertebrate Evolution, hrsg. von Hecht, M. K.; Goody, P. C.; Hecht, B. M. New York. S. 671–707.

Toepfer, V. (1957): Die Mammutfunde von Pfännerhall im Geiseltal. Veröffent. Landesmus. Vorgeschichte, Halle (Saale), Heft 16.

Toepfer, V. (1963): Tierwelt des Eiszeitalters. Leipzig: Geest und Portig.

Anschrift des Verfassers: Dick Mol, De Tuger 141, NL-7041 HJ 's-Heerenberg, Niederlande

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNG

Eine auffällige Mutation bei der Hausspitzmaus *(Crocidura russula)*

Von R. Hutterer und C. Weber

Eingang des Ms. 6. 7. 1982

Spitzmäuse (Soricidae) haben als Anpassung an insektivore Ernährung in der Regel einen langen Schädel mit spitz zulaufender Nasenpartie. Diesem Bauplan folgen ausnahmslos alle vierzehn europäischen Arten. Um so auffälliger ist eine Mutation, die in einer freilebenden Population von *Crocidura russula* auftrat und über die hier berichtet wird. Es handelt sich dabei um eine Verkürzung des Calvariums um rund 25 % seiner normalen Länge, was im Erscheinungsbild dem von Haustieren bekannten Mops- oder Bulldogg-Schädel entspricht (Abb. 1).

Es liegen uns zwei Tiere vor, vermutlich Nestgeschwister. Sie wurden am 19. und 20. Juli 1975 von C. Weber am Ufer des Baches „la Seymaz" der Gemeinde Chêne-Bougeries im Kanton Genf (Schweiz) gefangen. Eines der Tiere wurde für kurze Zeit lebend gehalten und fotografiert, ging dann aber ein. Von beiden Tieren existieren aufgestellte Präparate und Schädel, die im Muséum d'Histoire Naturelle de Genève unter den Nummern MHNG 1287.67 und 1287.68 aufbewahrt werden. Die Präparate und ein Lebendfoto lassen äußerlich eine Verkürzung der Schnauze erkennen, ansonsten entsprechen sie völlig anderen jugendlichen Hausspitzmäusen. Die Schädel beider Tiere stimmen in ihrem abweichenden Bau wie auch in den Abmessungen überein. Die Condyloincisiv-Länge

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4801-0059 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 59–61

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

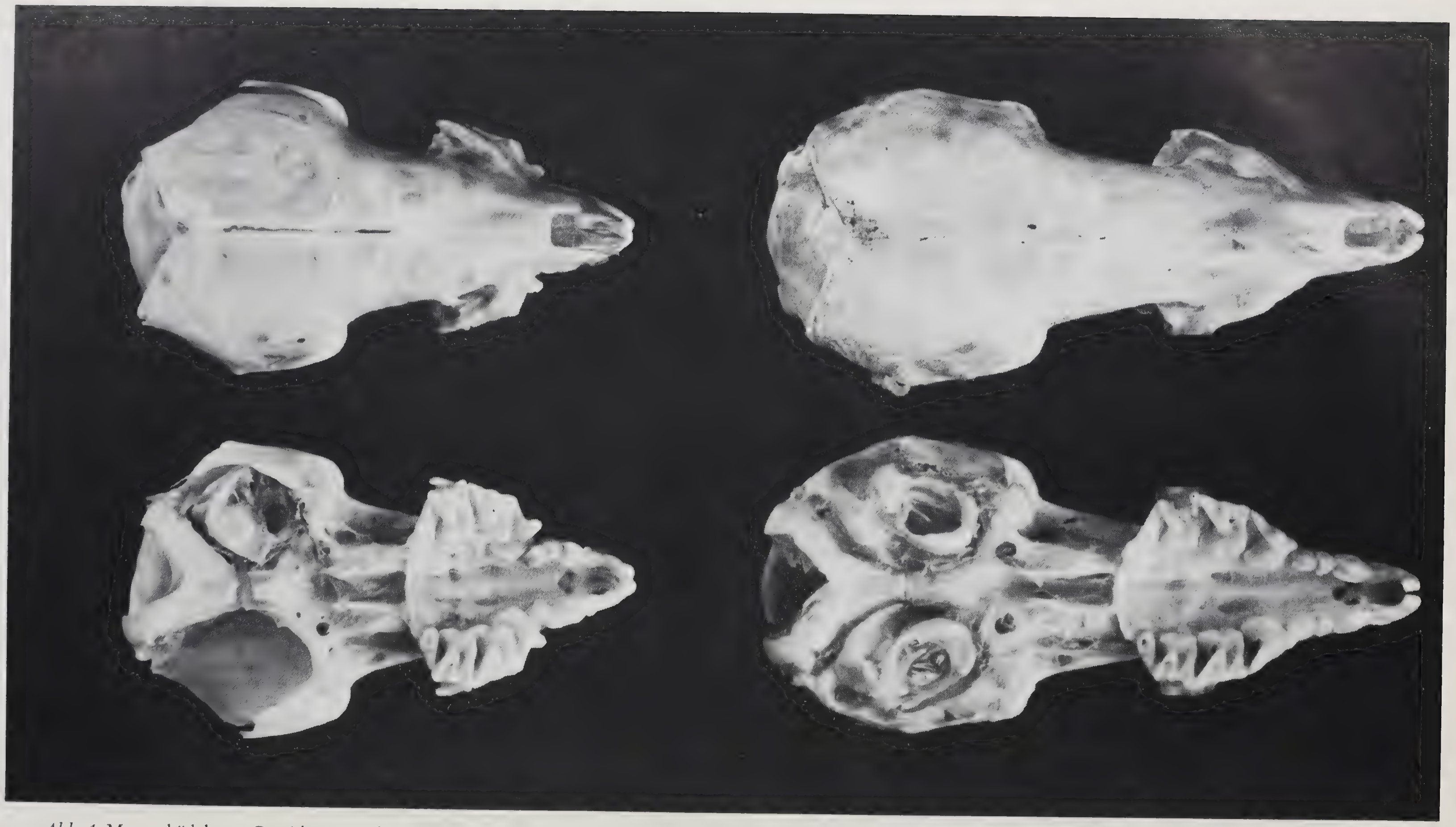


Abb. 1. Mopsschädel von *Crocidura russula* im Vergleich zu einem normalen Schädel der Art. Links: Juveniles Exemplar aus Chêne-Bougeries, Canton de Genève (Muséum Genève, MHNG 1287.67); rechts: Juveniles Exemplar aus Interlaken, Kanton Bern (Museum Bonn, ZFMK 39.131b). Foto: E. Schmitz

beträgt jeweils 15,9 mm, gegenüber 20–21 mm bei normal gebauten Hausspitzmäusen. Die Verkürzung des Calvariums betrifft das Rostrum, die Maxillarregion, die Interorbitalregion und den Hirnschädel. Die Maxillarregion ist breiter als üblich. Die Oberkieferzähne sind vollständig vorhanden und von normaler Größe, aber dicht ineinander geschoben. Die Unterkiefer sind kaum verändert, was zur Folge hat, daß die unteren Incisivi weit über die oberen ragen. Condylus und Ramus mandibulae sind etwas zierlicher als üblich. Die Verkürzung des Schädels betrifft also im wesentlichen den Oberschädel, während die Mandibeln kaum verändert sind. Erwähnenswert ist ferner, daß einen Monat nach dem Fang der beiden Tiere am selben Ort eine juvenile Hausspitzmaus gefangen wurde, die einen normalen Schädel aufwies.

Mopsschädeligkeit ist bei Haustieren verbreitet und wird als Domestikationsmerkmal betrachtet (Klatt 1927; Dathe 1953; Herre und Röhrs 1973); es liegt also nahe, dies auch im vorliegenden Fall zu tun. In der Tat ist bemerkenswert, daß diese bei wildlebenden Kleinsäugern außerordentlich seltene Mutation gerade bei der Hausspitzmaus gefunden wurde, einer Art, die in Mitteleuropa strikt an die Nähe menschlicher Siedlungen gebunden ist, wie das z. B. Genoud und Hausser (1979) für eine Population im Schweizer Kanton Waadt nachgewiesen haben. Diese Populationen mögen infolge ihrer Isolation eine erhöhte Inzuchtrate aufweisen.

Ein weiterer, möglicher Zusammenhang verdient Erwähnung. Die Verkürzung des Schädels, besonders des Gesichtsschädels, spielt in der Artenvielfalt der Soricidae eine ebenso große Rolle wie seine extreme Verlängerung. In der Gattung *Crocidura* gibt es etliche Arten mit stark verkürztem Gesichtsschädel, Beispiele sind *Crocidura boydi, Crocidura congobelgica, Crocidura sibirica.* Geradezu frappierend ist die Übereinstimmung zwischen dem hier abgebildeten Mopsschädel von *Crocidura russula* und dem normalen Schädel von *Diplomesodon pulchellum*; abgesehen von der verschiedenen Zahnformel gleichen sich die Calvarien bis ins Detail! Es scheint so, als habe der einfache Mutationsschritt „Verkürzung des Schädels“ in der Evolution der Spitzmäuse eine wichtige Rolle gespielt.

Literatur

Dathe, H. (1953): Ein mopsköpfiger Goldhamster. Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg, math.-nat. Reihe **6**, **2**, 787–789.

Genoud, M.; Hausser, J. (1979): Ecologie d'une population de *Crocidura russula* en milieu rural montagnard (Insectivora, Soricidae). Terre Vie, Rev. Ecol. **33**, 539–554.

Herre, W.; Röhrs, M. (1973): Haustiere – zoologisch gesehen. Stuttgart: Gustav Fischer.

Klatt, B. (1927): Entstehung der Haustiere. Handbuch der Vererbungswissenschaft III. Berlin: Gebr. Bornträger.

Anschriften der Verfasser: Dr. Rainer hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–162, D-5300 Bonn 1; Claude Weber, Muséum d'Histoire Naturelle, Route de Malagnou, CH–1211 Genève 6

BEKANNTMACHUNG

Einladung

Die 57. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e.V. findet von Sonntag, den 25. September, bis Donnerstag, den 29. September 1983, in Bonn statt.

Vorläufiges Programm

Sonntag, 25. September:	Anreisetag Ab 19.00 Uhr Begrüßungsabend in der Gaststätte „Im Bären", Acherstr. 1
Montag, 26. September:	Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164 9.00 Uhr: Begrüßung Eröffnung der Tagung durch den 1. Vorsitzenden anschließend Vorträge 19.00 Uhr: Empfang durch den Oberbürgermeister im Alten Rathaus
Dienstag, 27. September:	Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig Vormittags: Vorträge 17.00 Uhr: Mitgliederversammlung 19.00 Uhr: Filmabend
Mittwoch, 28. September:	Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig Vormittags: Vorträge 15.00 Uhr: Fahrt zur Weinprobe mit Abendessen in einem Weindorf
Donnerstag, 29. September:	9.00 Uhr: Abfahrt vom Museum Koenig zu einer ganztägigen Exkursion – Besichtigung Schloß Paffendorf – Braunkohletagebau – Rekultivierungsmaßnahmen – Mittagessen

Bitte melden Sie die Vorträge für die Tagung – die in der Regel nicht länger als 15 Minuten dauern sollten – möglichst frühzeitig, spätestens bis 15. 5. 1983, bei Prof. Dr. E. Kulzer, Institut für Biologie III, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen, an.

Den Tagungsort betreffende und organisatorische Fragen beantwortet Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn, Tel. (02 28) 21 10 26.

BUCHBESPRECHUNGEN

Immelmann, K.: **Wörterbuch der Verhaltensforschung.** Berlin, Hamburg: Paul Parey 1982. 312 S., 123 Abb., Bal. brosch. DM 38,–.

Sieben Jahre nach Erscheinen eines Taschenbuches mit gleichem Titel legt Immelmann nun eine modernisierte und wesentlich erweiterte Fassung seines Wörterbuches der Verhaltensforschung vor. Die Erweiterungen betreffen in erster Linie die Stichwörterauswahl, weiterhin auch die textlichen Ausführungen zu den Stichwörtern und die Anzahl der Abbildungen. Zusätzlich ist dieses Buch vorteilhafter konzipiert als der Vorgänger, da englische Fachausdrücke aufgenommen wurden. Sie sind unter den deutschen Stichwörtern übersichtlich angeordnet. Es treten auch zahlreiche Literaturzitate in den Erklärungen neu auf und häufigere Querverweise auf andere Stichwörter sind eingebaut. Von ganz besonderem Wert erscheint ein Index am Ende des Buches, in welchem die englischen Termini alphabetisch aufgelistet sind, mit Verweisen auf die erläuterten Stichwörter. Damit wird dem Interessenten ermöglicht, englische Fachausdrücke zu erschließen.

So ist ein schönes und umfangreiches Wörterbuch entstanden. Es ist zu wünschen, daß mit seiner Hilfe zukünftig einheitliche und eindeutige Termini in den Publikationen der Ethologie zur Anwendung kommen, so daß Sprachverwirrungen nicht zu Mißverständnissen führen. Ein weiterer Vorteil dieses Buches ist der geringe Preis, der sicherlich zur Verbreitung bei Studenten beitragen wird.

D. Kruska, Kiel

Starck, D.: **Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage.** Bd. 3. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag 1982. 1110 S., 668 Abb., DM 480,–.

Drei Jahre nach Erscheinen des 2. liegt nun der 3. und letzte Band der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere von D. Starck vor. Er stellt den umfangreichsten Teil dar und behandelt in abgeschlossenen Hauptkapiteln mit angefügten Literaturverzeichnissen folgende Organe und Organsysteme: Muskelsystem (somatische, viscerale, Hautmuskulatur; 120 S.); elektrische Organe (10 S.); Integument und Anhangsorgane (128 S.); Organe der Koordination und Umweltbeziehungen (Nervensystem, Sinnesorgane, endokrine Organe; 444 S.); Organe des Stoffwechsels (Ernährung, Atmung, Leibeshöhle, Exkretion; 240 S.); Fortpflanzung (54 S.); Gefäßsystem (83 S.). Die Konzeption dieses Bandes zeigt somit eine unterschiedliche Gewichtung der einzelnen Kapitel. Das trifft für das Gesamtwerk ebenfalls zu, ist doch dem Skelett allein der umfangreiche 2. Band ausschließlich gewidmet.

Im vorliegenden 3. Band nehmen die Organe der Koordination und Umweltbeziehungen einen großen Anteil ein, weiterhin die Besprechung der Organe des Stoffwechsels. Diese unterschiedlich intensive Bearbeitung der Organsysteme ergibt sich einerseits aus dem heutigen Wissensstand, andererseits ist sie im Hinblick auf das Anliegen des Autors gerechtfertigt. Starck geht es letztlich um die Darlegung evolutiver Prozesse innerhalb der großen Mannigfaltigkeit von Organisationstypen und um Verständnis und Deutung der Wandlungsmöglichkeiten während Zeiten adaptiver Radiationen. Eine detailliertere Abhandlung des Skelettsystems ist auch aus palaeontologischer Sicht zur stammesgeschichtlichen Einordnung fossiler Wirbeltiere von Bedeutung, darüber hinaus in Zusammenhang mit Muskulatur, Biotop und Lebensweise der Arten vom entwicklungsphysiologischen und vom funktionsbiologischen Standpunkt eine wesentliche Grundlage. In den umfangreichen Ausführungen über das Nervensystem werden an diesem komplizierten Organsystem Evolutionstendenzen besonders eindringlich herausgestellt und die vielfältigen Beziehungen zwischen Hirnbauplan, Lebensweise und Verhalten spürbar. Auch wenn andere Organsysteme kürzer abgehandelt sind, so machen entsprechende Kapitel ebenfalls deutlich, daß Starck keine rein deskriptive Anatomie vorlegt. Auf der Grundlage eindeutiger Definitionen und Definitionsvorschläge und mit Hilfe klar beschreibender Sachverhalte und einer außerordentlichen Fülle ausgezeichneter Abbildungen (meist Originale) ist eine wertende und bewertende Synthese der Vergleichenden Anatomie entstanden.

Lange und intensive Lebenstätigkeit des Autors in Forschung und Lehre, gepaart mit der Fähigkeit, Wesentliches zu erkennen und entsprechend zu formulieren, machen dieses Werk zu einem modernen Meilenstein für das Fachgebiet. Es ist für Zoologen aller Fachrichtungen von besonderem Wert, da es erworbene Kenntnisse der Vergangenheit zusammenfaßt und gleichzeitig richtungweisend ist für zukünftige Aufgaben und Forschungsmöglichkeiten. Es ist ein Basiswerk nicht nur für die vergleichende Anatomie, sondern für alle Fachrichtungen, die durch vergleichende Betrachtungen zu stammesgeschichtlichen und funktionellen Fragen Stellung nehmen wollen. Der Preis erscheint der ungewöhnlich guten Ausstattung angemessen.

D. Kruska, Kiel

KINGDON, J.: **East African Mammals.** An Atlas of Evolution in Africa. London, New York, San Francisco: Academic Press. Vol. I, 1971 US $ 70.50; Vol. IIA, 1974 US $ 70.50; Vol. IIB, 1974 US $ 70.50; Vol. IIIA, 1977 US $ 100.50; Vol. IIIB, 1979 US $ 132.00; Vol. IIIC, 1982 US $ 99.50; Vol. IIID, 1982 US $ 99.50.

Die vorliegende Darstellung der Säugetierfauna von Ost-Afrika (Kenia, Tansania, Uganda) erschien erstmalig 1971 mit Bd. I. Darin werden zum gesamten Werk einleitend Hinweise gegeben über Topographie, Klima und Vegetation der behandelten Region und zur Paläontologie, Verbreitungsgeschichte und Anatomie der Säugetiere. Anschließend werden die vorkommenden Arten behandelt, in Bd. I Primaten, Hyracoidea, Pholidota, Tubulidentata und Sirenia. Für die einzelnen Species sind teilweise Bestimmungsschlüssel erstellt. Weiter findet man systematische Zuordnung, wissenschaftliche Namen, mehrere örtliche Benennungen, Maße und Gewichte und dann die Ausführungen über die Biologie der Arten. Dieses Konzept wird in den folgenden Bänden kontinuierlich beibehalten, in Bd. IIA für Insectivora und Chiroptera, in Bd. IIB für Lagomorpha und Rodentia, in Bd. IIIA für Carnivora und in Bd. IIIB für Proboscidea, Perissodactyla und einige Artiodactyla (Suidae, Hippopotamidae, Camelidae, Tragulidae und Giraffidae). Die jüngsten Bde. IIIC und IIID zeigen entsprechende Aufmachung. Sie sind allein den Bovidae gewidmet.

Der erste Eindruck bei Durchsicht des Werkes wird bestimmt durch eine sehr große Fülle von hervorragenden Zeichnungen und Abbildungen, die auf künstlerisches Talent und große Beobachtungsgabe des Autoren hinweisen. Jede Art ist in charakterisierender Habitus-Zeichnung vorgestellt und darüber hinaus in vielen Skizzen zur Körperhaltung bei Bewegungsabläufen oder bestimmten Verhaltensweisen belegt. Besondere Ausdruckshaltungen, Mimik und anatomische Besonderheiten (Skelette, Schädel, Bezahnung, Organe oder Organteile, Oberflächenmuskulatur) und Verbreitungsskizzen sind zeichnerisch eindrucksvoll wiedergegeben. Mehrere Farbtafeln dokumentieren Färbungsbesonderheiten. Dem hohen Niveau dieser Illustrationen stehen die textlichen Ausführungen nicht nach. Die Beschreibungen sind flüssig und leicht verständlich, und der Leser erhält nicht nur eine Zusammenschau bekannter Befunde, sondern erfreulicherweise zusätzlich eine große Fülle weiterer Beobachtungen, das Ergebnis 15jähriger eigener Tätigkeit des Autors. Jeden Band (für Bd. IIIC und D gemeinsam in D) beschließen ein Literaturverzeichnis und Register. Die zitierten Studien lassen auf gründliche Durchsicht nicht nur englisch-sprachiger Arbeiten schließen. Insgesamt legt KINGDON ein beachtenswertes und schönes Werk vor. Es ist ihm weite Verbreitung sehr zu wünschen.

D. KRUSKA, Kiel

KREBS, W.: **Die Retina des Rindes.** Ein Beitrag zur Kenntnis ihrer Feinstruktur und Untersuchungen an isolierten Stäbchenaußensegmenten. Fortschritte der Veterinärmedizin Bd. 34. Berlin, Hamburg: Paul Parey 1982. 68 S., 36 Abb., DM 42,–. ISBN 3-489-63716-X.

Die Netzhaut des Rindes ist im Prinzip nach dem für alle Säugetiere gültigen Bauplan gebaut, doch ist ihre Feinstruktur bisher im Vergleich zu Primaten, Carnivoren und Rodentia relativ wenig untersucht. Da Rinderaugen wegen ihrer Größe in zunehmendem Maße für biochemische und biophysikalische Untersuchungen Verwendung finden, beabsichtigt der Verfasser diese Lücke mit vorliegender Monographie zu schließen. Die Arbeit behandelt alle Strukturelemente der Rindernetzhaut auf Grund elektronenoptischer Untersuchungen, legt eine Fülle von neuen Detailbefunden vor und belegt diese durch ausgezeichnete Abbildungen. Schwerpunkt der Arbeit ist eine subtile Analyse der Stäbchenaußenglieder und der in diesen enthaltenen Disci. Es finden sich Hinweise darauf, daß, entgegen gängiger Meinung, die Disci nicht durch Einfaltung des Plasmalemms, sondern aus vesikelartigen Vorstufen entstehen. Ihre Membran ist außerordentlich einfach gebaut, sie enthält das Protein Rhodopsin (98 % des Proteins) und sehr wenig Lipide. Isolation der Außensegmente und ihrer Disci (Ultraschall, Ultrazentrifuge, Anwendung von Detergentien) ermöglicht eine sehr genaue Untersuchung, vor allem auch biochemisch und experimentell. Die morphologischen Befunde werden durch eine Fülle von morphometrischen Daten ergänzt (1 Zapfen auf 15 Stäbchen im zentralen Bereich, ein Nervus opticus enthält $1{,}2 \times 10^6$ Nervenfasern).

Die Arbeit dürfte vor allem für Histologen, Cytobiologen (Membranforscher) und Biochemiker von Interesse sein. Die Ausstattung ist ausgezeichnet, der Preis erfreulich niedrig.

D. STARCK, Frankfurt/M.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 232,– DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 45,– DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Vol. 48 (2), 65–128, April 1983 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z.Hd. Prof. Dr. Dieter Kruska, Institut für Haustierkunde, Biologie-Zentrum, Neue Universität, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

 – Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide/Holst.

Z. Säugetierkunde 48 (1983) 2, 65–128
InterCode: ZSAEA 7 48 (2), 65–128 (1983)

Mit einer Beilage des Gustav Fischer Verlages, Stuttgart

Das Kiefergelenk der Soricidae (Mammalia, Insectivora)[1]

Von Christel Dötsch

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 18. 11. 1982

Abstract

The mandibular articulation of Soricidae (Mammalia, Insectivora)

Investigated the "double mandibular articulation" of representatives of two soricide-subfamilies (Crocidurinae and Soricinae) by anatomical preparations, measurements and radiographs. The masticatory musculature studied earlier (Dötsch 1982) was taken into consideration to explain the function of the double joint. Size and direction of the two condylar facets – distinct in the two subfamilies – are correlated with different fossae glenoidales: Only in Soricinae the pterygoid acts morphologically and functionally as a part of the fossa glenoidalis. The bigger discus articularis in Crocidurinae connects the two condylar facets; in Soricinae the small and simple discus only covers the dorsal facet of the separated condyle. The articular capsule is devided into two only in the Soricinae. Results indicate in this subfamily the better adaption for lateral and differentiated movements. In Crocidurinae the masticatory apparatus presumedly effects stronger fore-and-aft movements.

Einleitung

Unterschiedliche Formen der Kiefergelenke haben in den mannigfaltigen Ernährungsgruppen der Säuger verschiedene Möglichkeiten von Unterkieferbewegungen zur Folge (Hoever 1902; Lubosch 1907; Kühlhorn 1938; Lebedinsky 1938; Hendrichs 1965; Storch 1968). Die Bewegungsmuster der Kiefer beim Kauvorgang wurden erst in den letzten Jahren ausführlich untersucht, im wesentlichen bei *Rattus norvegicus* (Hiiemäe 1967, 1978; Weijs 1973, 1975), *Myotis lucifugus* (Kallen und Gans 1972), *Didelphis marsupialis* (Crompton und Hiiemäe 1970) und *Centetes ecaudatus* (Crompton und Oron, in Vorber.). Meist werden nur Gelenkkopf und -pfanne als Teile des Kiefergelenks berücksichtigt. Nach Mills (1967), Butler and Joysey (1978) und Moore (1981) sollte jedoch der Discus articularis (Gelenkzwischenscheibe) in Betrachtungen über die Gelenkfunktion einbezogen werden. Über seine Form bei Säugetieren ist jedoch kaum etwas bekannt.

Bei den Spitzmäusen trägt der Processus articularis (Gelenkfortsatz) zwei Gelenkflächen, die mit je einer Pfanne des Oberschädels artikulieren. Untersuchungen zu diesem „doppelten Kiefergelenk" der Soricidae beschränkten sich bisher im wesentlichen auf Beschreibungen der Gelenkformen. Diese widersprechen sich zum Teil (Heller 1958, 1963; Sulimsky 1959; Doben-Florin 1964; Rzebik-Kowalska 1968; McDowell 1958; Gasc 1963; Mills 1966; Engesser 1975). Nach Fearnhead et al. (1954), Repenning (1967) und Storch (1968) soll der ventrale Teil des Gelenkkopfes bei den Kieferbewegungen gedreht werden und der dorsale Teil gleiten können.

Diese ersten Annahmen zur Funktion des Kiefergelenks der Soriciden wurden in eigenen Arbeiten übernommen (Dötsch 1982a u. b). Die Untersuchungen behandeln nur die grobe Anatomie des Gelenkkopfes und der Gelenkgrube bei europäischen Arten der Gattungen *Sorex, Neomys* und *Crocidura* und den Zusammenhang mit dem am Gelenkfortsatz befestigten M. pterygoideus externus.

Mit der vorliegenden Arbeit sollen Unklarheiten und Widersprüche über den anatomi-

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4802-0065 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 65–77

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

schen Bau des Kiefergelenks der Soriciden beseitigt werden. Weiterhin soll die Gestalt der Gelenkscheiben beschrieben und gedeutet werden. Schließlich wird aus den Befunden am Kiefergelenk zahlreicher Spitzmausarten die in den zwei Unterfamilien der Soricidae vermutlich unterschiedlich differenzierte Funktionsweise des „doppelten Kiefergelenks" behandelt.

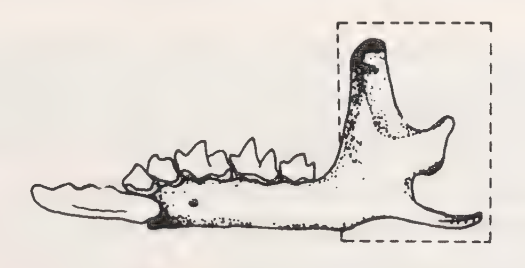
Material und Methode

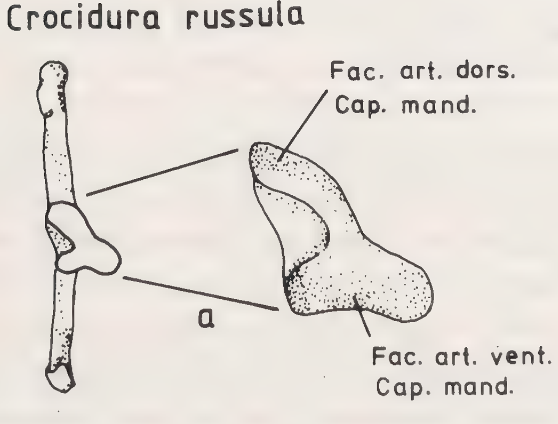
Die Untersuchungen am Kiefergelenk basieren auf alkohol- und formolfixierten Soriciden:

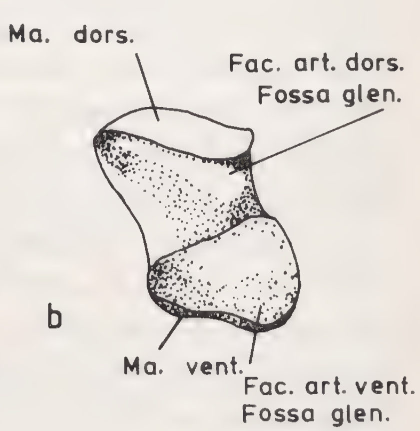
Suncus murinus *Crocidura russula*	Crocidurinae	*Neomys fodiens* *Neomys anomalus* *Sorex araneus* *Sorex coronatus* *Soriculus nigrescens* *Soriculus caudatus*	Soricinae

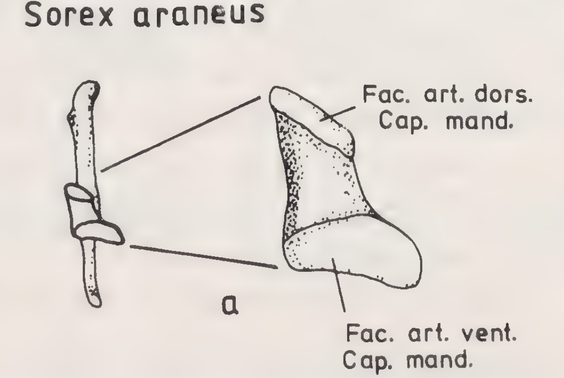
Die Gattungen *Crocidura*, *Neomys* und *Sorex* stammen aus Europa, *Suncus* und *Soriculus* aus Nepal und Bangladesh.

Am Britischen Naturhistorischen Museum London konnten einige Schädel seltener Arten aus Afrika und Asien angesehen werden. Bei *Sylvisorex megalura*, *Sylvisorex lunaris* und *Feroculus feroculus* (Crocidurinae) sowie *Anourosorex squamipes* (Soricinae) waren die Kiefergelenkscheiben noch erhalten. An weiterem Material aus dem Britischen Museum wurden die Formen der Gelenkköpfe des Unterkiefers untersucht. Von *Anourosorex squamipes* wurde eine größere Serie von Schädeln vermessen. Präparationen am Kiefergelenk wurden unter einem ZEISS-Stereo-Mikroskop bei 6–40facher Vergrößerung durchgeführt. Mit Hilfe eines ZEISS-Zeichengerätes wurde die Anatomie des Gelenks in Zeichnungen festgehalten. Gelenkkopfhöhe und -länge (diagonal gemessen) wurden mit einer Schublehre (Ablesegenauigkeit 0,1 mm) unter dem Stereomikroskop abgenommen und zur Länge des Unterkiefers, der Höhe des Kronenfortsatzes und der Condylobasallänge in Beziehung gesetzt, um die Ausmaße des Kiefergelenks bei den verschiedenen Arten zu vergleichen.









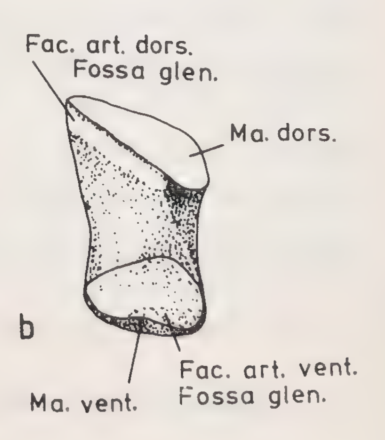


Abb. 1. Das Soriciden-Kiefergelenk. Oben Seitenansicht des linken Unterkiefers von *Sorex araneus.* Darunter von hinten gesehen Kronen-, Gelenk- und Winkelfortsatz der Hausspitzmaus (*Crocidura russula*, Crocidurinae) und der Waldspitzmaus (*Sorex araneus*, Soricinae); daneben in *a* Gelenkkopf vergrößert; in *b* rechte Gelenkgrube von vorn. Fac. art. dors. (vent.) Cap. mand. = dorsale (ventrale) Gleitfläche des Kieferkopfes. Ma. dors. (vent.) = dorsaler (ventraler) Rand. Fac. art. dors. (vent.) Fossa glen. = dorsale (ventrale) Gleitfläche der Gelenkgrube

Ergebnisse

Zur Morphologie des Kiefergelenks

Gelenkkopf und Gelenkpfanne

Das Kiefergelenk ist aus dem Gelenkkopf und der Gelenkpfanne, dem Discus articularis und der Gelenkkapsel aufgebaut. Bei den Spitzmäusen sind am Gelenkfortsatz (Processus articularis) zwei Gelenkflächen ausgebildet, die mit einer dorsalen bzw. ventralen Gleitfläche der Gelenkgrube des Oberschädels artikulieren. Der Gelenkkopf besitzt in den zwei Unterfamilien der Soriciden charakteristische Unterschiede: Bei den Crocidurinae sind die Gleitflächen über eine Knochenbrücke verbunden, bei den Soricinae dagegen durch eine Knochenrinne deutlich voneinander getrennt (Abb. 1).

Die Tabelle gibt das Verhältnis der Gelenkkopfhöhe und -länge zur Condylobasallänge, der Unterkieferlänge und der Höhe des Proc. coronoideus in Prozenten bei 9 Spitzmausarten wieder. Danach besitzen die Crocidurinae relativ kleine Kiefergelenke. Mit Ausnahme von *Sorex araneus* ist die Gelenkregion bei den Soricinae größer. Der Zusammen-

Tabelle

Größe des Gelenkkopfes bei neun Spitzmausarten

Art	Cbl mm	n	Gh:Cbl %	Gl:Cbl %	Gh:Ukl %	Gh:Ch %	Gl:Ukl %	Gl:Ch %
			Crocidurinae					
Suncus murinus, groß	35–41	6	9	13	16	35	22	47
Suncus murinus, klein	31–35	14	9	13	16	35	22	48
Crocidura russula	19,5	26	9	12	9	34	20	46
Sylvisorex megalura	17,6	5	9	11	16	38	21	50
Feroculus feroculus	27,5	2	8	10	15	40	19	49
			Soricinae					
Neomys fodiens	21,0	23	11	15	20	48	27	65
Soriculus nigrescens	22,7	8	14	17	25	54	31	66
Soriculus caudatus	18,0	8	13	17	24	56	31	73
Sorex araneus	19,3	29	8	12	8	34	23	51
Anourosorex squamipes	25,0	28	16	21	28	55	36	72

Cbl = Condylobasallänge; Ch = Höhe des Kronenfortsatzes; Gh = Gelenkkopfhöhe (labial gemessen); Gl = Gelenkkopfdiagonale (Entfernung zwischen den äußersten Spitzen der zwei Gleitflächen des Gelenkkopfes); Ukl = Unterkieferlänge (ohne Incisivus).

hang mit den bei den Soricinen voneinander getrennten Teilen des Gelenks wird offensichtlich: Durch die stärker seitlich gegeneinander versetzten Facetten des Gelenkkopfes ist der Gelenkkopf hier länger. *Sorex araneus* und *Sorex coronatus* als Angehörige der Soricinae besitzen wie die Crocidurinae (vgl. besonders mit *C. russula*) einen relativ kleinen Gelenkkopf. Die beiden Gleitflächen des Gelenkkopfes sind bei den *Sorex*-Arten nicht weit voneinander getrennt.

Abbildung 2 zeigt die Form der Gelenkköpfe verschiedener Arten der zwei Spitzmausunterfamilien. Auffällig ist die unterschiedliche Größe der „interartikularen Fläche" zwischen den beiden Gelenkkopfteilen. Auf dieses systematisch wichtige Merkmal zur Trennung der Soricidae in die beiden Unterfamilien oder in Stämme weisen schon Repenning (1967) und Chaline et al. (1974) hin. Von den von mir untersuchten Soriciden[2] sind nach der Form des Gelenkkopfes folgende Arten *Crocidura russula* ähnlich

[2] Die Schädel im Kapitel „Material und Methode" nicht erwähnter Arten, im folgenden nicht näher dargestellt, wurden am Britischen Naturhistorischen Museum in London angesehen.

(vgl. Abb. 2, 1): *Crocidura leucodon, Suncus murinus, Sylvisorex megalura, Sylvisorex granti, Feroculus feroculus, Sylvisorex lunaris, Scutisorex somerini, Surdisorex (= Myosorex) polulus, Paracrocidura schoutedeni, Diplomesodon pulchellum.* Eine breite interartikulare Fläche ähnlich wie *Sorex araneus* (Abb. 2, 2) besitzen *Sorex coronatus, Blarinella quadraticauda* und *Microsorex hoyi.* Schmale Knochenrinnen ähnlich wie bei *Neomys fodiens* (vgl. Abb. 2, 3) finden sich zwischen den weit voneinander entfernten Gelenkkopfteilen bei *Neomys anomalus, Anourosorex squamipes, Nectogale elegans* und *N. sikkimensis, Chimarrogale himalayica, Notiosorex (= Megasorex) crawfordi* und *Notiosorex evotis.* Die Gelenkköpfe von *Cryptotis parva* und *Blarina brevicauda* nehmen mit ihren breiten interartikularen Flächen, jedoch weiter als bei den Arten vom *Sorex*-Typ (Abb. 2, 2) voneinander getrennten Gleitflächen, eine mittlere Stellung ein.

Messungen an Gelenkkopf und -pfanne haben gezeigt, daß prinzipiell bei allen Arten der dorsale Gelenkkopfteil kleiner als seine Gelenkpfanne ist. Die Gleitfläche des ventralen Teils des Gelenkkopfes ist bei den Arten vom *Neomys*-Typ größer als die ventrale Gleitfläche der Gelenkgrube. Da das Pterygoid hier aber mit dem ventralen Rand (Margo ventralis) der Gelenkgrube auf gleicher Höhe liegt und zu einer Grube erweitert ist, ist es der Gelenkgrube zuzurechnen (vgl. Abb. 3). Hiermit wird die ventrale Gleitfläche ver-

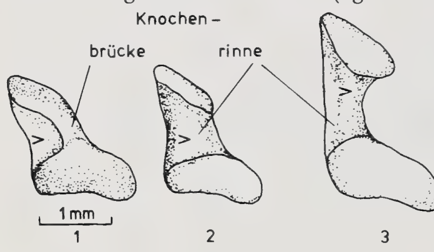
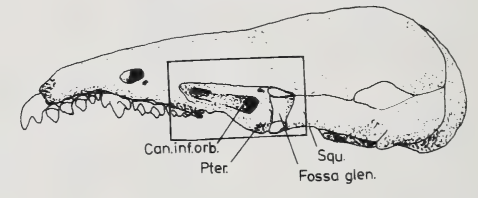
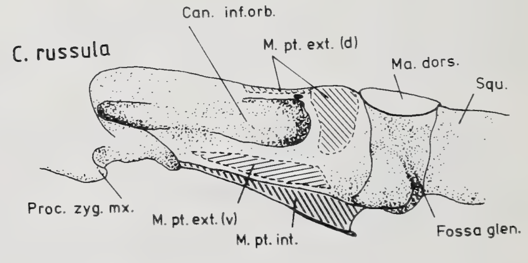
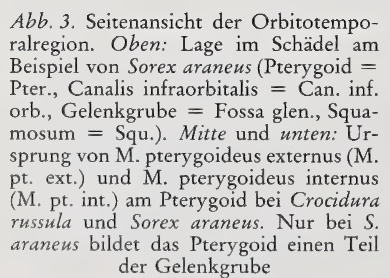


Abb. 2. Form des Gelenkkopfes bei verschiedenen Soriciden, von hinten gesehen. „Knochenbrücke" nur bei den Crocidurinae (1 = *Crocidura russula);* „Knochenrinne" bei den Soricinae (2 = *Sorex araneus,* 3 = *Neomys fodiens*). Pfeilspitzen weisen auf die „interartikulare Fläche" hin







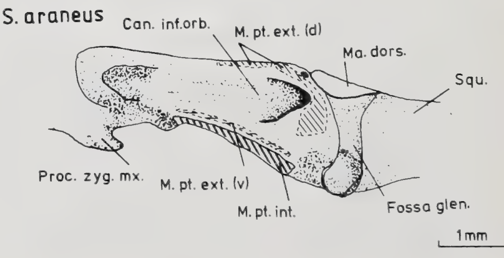


Abb. 3. Seitenansicht der Orbitotemporalregion. *Oben:* Lage im Schädel am Beispiel von *Sorex araneus* (Pterygoid = Pter., Canalis infraorbitalis = Can. inf. orb., Gelenkgrube = Fossa glen., Squamosum = Squ.). *Mitte* und *unten:* Ursprung von M. pterygoideus externus (M. pt. ext.) und M. pterygoideus internus (M. pt. int.) am Pterygoid bei *Crocidura russula* und *Sorex araneus.* Nur bei *S. araneus* bildet das Pterygoid einen Teil der Gelenkgrube

größert (Dötsch 1982). Ein Zusammenhang zwischen der Größe und der Form dieser Grube und dem Grad der Trennung der beiden Gleitflächen des Gelenkkopfes ist deutlich zu erkennen.

Früher wurde bereits kurz darauf hingewiesen, daß die zwei Gelenkflächen des Kieferkopfes unterschiedlich zueinander orientiert sind (an *Neomys*, *Sorex* und *Crocidura*, vgl. Dötsch 1982). Bei *Neomys* und *Sorex* weist die dorsale Gleitfläche der beiden seitlich gegeneinander versetzten Teile des „doppelten Kiefergelenks" schräg zum Rostrum hin. Die ventrale Gleitfläche steht zur Kieferachse stärker senkrecht und ist in einer Lingualansicht des Unterkiefers kaum zu sehen (vgl. Abb. 4). Der untere Gelenkkopf ist dabei auffällig linguad geneigt, bei den untersuchten Arten in unterschiedlichem Maße. Bei *Crocidura* weisen beide Gleitflächen in eine ähnliche Richtung und liegen, von dorsal betrachtet, eher untereinander. Insgesamt ist der Gelenkkopf hier deutlicher vom Mandibularast abgesetzt als bei den Soricinae.

Die in den beiden Unterfamilien der Soriciden unterschiedlichen Gelenkfortsätze stehen mit der Form der Gelenkgruben in enger Beziehung. Bei *Crocidura* entspricht der vom Unterkieferast abgesetzte Processus articularis der hier relativ freistehenden Gelenkgrube. Dorsaler und ventraler Rand der Gelenkpfanne (Margo dorsalis und ventralis) liegen, bei seitlicher Betrachtung des Schädels, untereinander und weisen in die gleiche Richtung rostralwärts. Hierdurch erhält die Gelenkgrube insgesamt eine vertikale Stellung. Bei *Neomys* und *Sorex* ist die Margo dorsalis auffällig dorsad gerichtet. Der obere Teil der Gelenkgrube ragt insgesamt weiter nach caudal und labial als der untere Teil, der enge Beziehung zu dem als Grube erweiterten Pterygoid besitzt (vgl. Abb. 3). Die Gelenkpfanne liegt bei diesen Gattungen dadurch insgesamt stärker im Hirnschädel. Repenning (1967) bringt dies mit einer unterschiedlichen Funktion des Kiefergelenks bei verschiedenen Soriciden in Beziehung.

Die Zusammenhänge zwischen der Form von Gelenkkopf und Gelenkpfanne gelten prinzipiell auch für alle anderen bisher untersuchten Arten der Crocidurinae bzw. der Soricinae. Die Gelenkteile sind bei den Soricinae nach ihrer Form besser aufeinander abgestimmt als bei den Crocidurinae. Dieses wird deutlich bei seitlicher Betrachtung des gesamten Kiefergelenks. Die interartikulare Fläche zwischen den zwei Teilen des doppelten Kiefergelenks liegt bei den Soricinae der Gelenkgrube enger an als bei den Crocidurinae, bei denen der Spalt an dieser Stelle zwischen Gelenkkopf und -pfanne weiter ist.

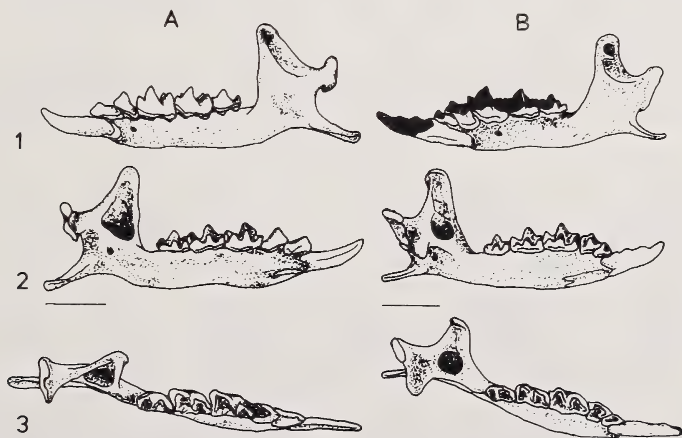


Abb. 4. Größe und Lage des Gelenkkopfes bei den Crocidurinae (Beispiel *Sylvisorex megalura* in A) und den Soricinae (Beispiel *Cryptotis parva* in B). 1 = Labial-, 2 = Lingual-, 3 = Dorsalansicht des Unterkiefers. Bei *C. parva* ist der untere Gelenkkopf auffällig linguad geneigt, dadurch ventrale Gleitfläche des Kieferkopfes in Lingual- und Dorsalansicht kaum zu sehen. (Maßstab = 2 mm)

Der Discus articularis

Bei allen Spitzmäusen besitzt nur der dorsale Kopf des doppelten Kiefergelenks einen Discus articularis. Der ventrale Teil des Gelenks ist mit straffem Bindegewebe am unteren Rand (Margo ventralis) der Gelenkgrube befestigt; die entsprechenden Gelenkflächen sind mit dickerem Knorpel überzogen als im dorsalen Kiefergelenk. Die Größe und die Form der Gelenkscheibe sind bei verschiedenen Arten der beiden Unterfamilien der Soriciden charakteristisch (vgl. Abb. 5): Bei den zwei durch eine Knochenbrücke miteinander verbundenen Gleitflächen des Gelenkkopfes der Crocidurinae ist der Discus über die Knochenverbindung bis an die Gleitflächen des ventralen Kiefergelenkkopfes und labiad ausgedehnt. Bei den Soricinae bedeckt der Discus articularis hier exakt nur die Gleitfläche des dorsalen Kieferkopfes.

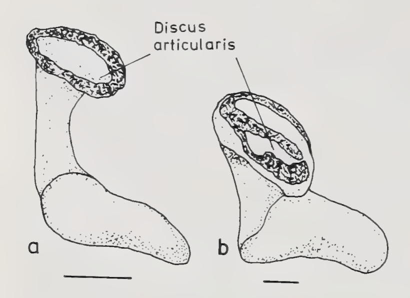


Abb. 5. Lage der Gelenkzwischenscheibe (Discus articularis) am dorsalen Teil des Gelenkkopfes bei *Soriculus nigrescens* (a) und *Crocidura russula* (b). (Maßstab = 1 mm)

Die Gelenkscheiben sind caudal an der Spitze der dorsalen Gleitfläche des Kieferkopfes mit stärkeren Bindegewebsfasern befestigt, an den übrigen Teilen mit lockerem, wesentlich dünnerem und „häutig" erscheinendem Bindegewebe. Prinzipiell bestehen sie aus einem dünnen, zentralen Teil (von Fiedler [1953] aber nur als „dünnes Häutchen mit verstärkten Rändern" beschrieben), der von stärkeren „Ringwülsten" umgeben ist, die eine Form härteren Bindegewebes darstellen. Eine direkte Verbindung des Discus articularis mit Teilen des M. pterygoideus externus, wie sie Fiedler (1953), Fearnhead et al. (1954) und Mills (1967) für die Soriciden angeben, konnte ich bei keiner von mir untersuchten Spitzmausart feststellen. Jedoch setzen einige Fasern des M. pterygoideus externus an dem lockeren Befestigungsgewebe der Gelenkscheibe an.

In Abbildung 6 sind am Beispiel von *Crocidura russula, Suncus murinus* (Crocidurinae) und *Soriculus nigrescens* (Soricinae) drei unterschiedliche Discus-Formen dargestellt, wie sie grundsätzlich auch bei den anderen Arten aus beiden Soriciden-Unterfamilien gefunden wurden. Bei *C. russula* und *S. murinus* ist die Gelenkscheibe durch eine Verstärkung im



Abb. 6 (links). Disci articulares bei Soriciden. 1 = *Suncus murinus* und 2 = *Crocidura russula* (Crocidurinae), 3 = *Soriculus nigrescens* (Soricinae). Nur bei den Crocidurinae ist der Discus durch härteres Bindegewebe in zwei Flächen unterteilt: a = linguale, größere und b = labiale, kleinere Fläche – *Abb. 7 (rechts).* Variation des Discus articularis bei *Crocidura russula.* Die linguale, größere Fläche der unterteilten Gelenkscheibe liegt jeweils oben (schwach gepunktet in b u. f.: wenig verstärkter Rand)

zentralen Teil in zwei leicht gegeneinander abgewinkelte Flächen unterteilt (Abb. 6, 1 und 2). Die linguale, größere Fläche bedeckt die dorsale Gleitfläche des Gelenkkopfes, während die labiale, kleinere Fläche auf die Knochenverbindung zwischen den beiden Gelenkkopfteilen begrenzt ist. Dieses wird besonders an *Crocidura russula* deutlich. *Soriculus nigrescens* (Abb. 6, 3) besetzt nur eine flache, ovale Scheibe mit wenig verstärktem Rand, die, wie bereits erwähnt, nur die dorsale Gelenkkopffacette bedeckt (s. Abb. 5).

Bei keiner anderen Spitzmausart besteht eine so große Variabilität in der Form des Discus articularis wie bei *C. russula* (vgl. Abb. 7). Die beiden verschieden großen Flächen der Gelenkscheibe sind zwar immer gegeneinander abgewinkelt, doch oft ohne besondere Verstärkung. Die Gelenkscheiben reichen in allen Fällen bis an den unteren Gelenkkopf heran und greifen labiad auf die Knochenverbindung über. Dieses ist aber zunächst nicht immer deutlich zu erkennen, da der Rand der Scheibe bei einigen Exemplaren nicht in allen Teilen verstärkt ist (vgl. a, e, f). Bei einem Discus wie in b ist der gesamte labiale Teil verstärkt. Von 36 Individuen mit vollständigen Kiefergelenkscheiben waren a und e die häufigsten Formen. Hauptsächlich jüngere Tiere besitzen einen noch relativ wenig verstärkten Discus articularis vom Typ a. Nur in zwei Fällen lag eine extreme Asymmetrie in der Form der rechten und linken Disci vor.

Die Gelenkkapsel

Gelenkkapseln verbinden die Teile des Gelenks miteinander und schließen die Gelenkhöhle gegen die Umgebung ab (Waldeyer 1975). Für die Soriciden beschreibt nur Gasc (1963) am Beispiel von „*Suncus madagascariensis*" an je einem Teil des „doppelten Kiefergelenks" eine ligamentöse Kapsel, deren Synovialmembranen keine Menisci aufweisen sollen.

Folgende Darstellung basiert auf eigenen Untersuchungen an *Crocidura russula, Neomys fodiens, Soriculus nigrescens* und *Soriculus caudatus.* Die Kapsel des Kiefergelenks der

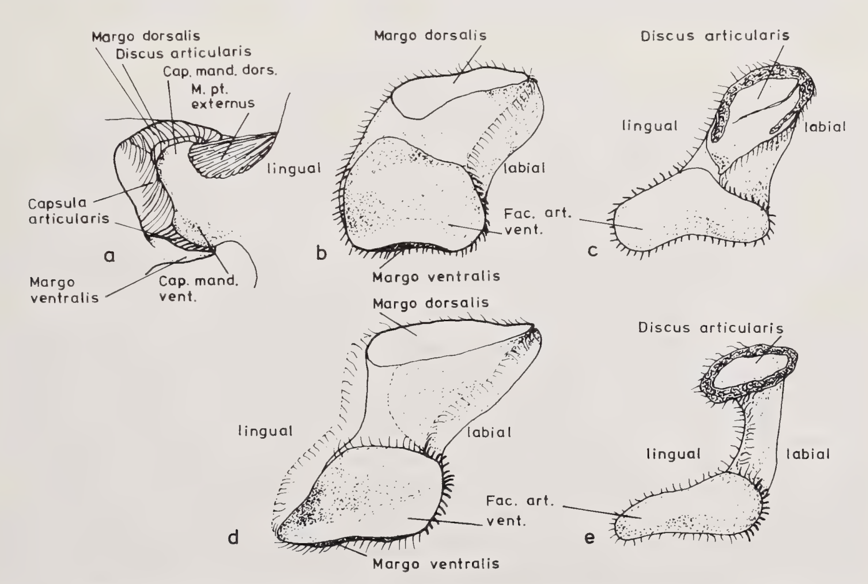


Abb. 8. Die Gelenkkapsel im Kiefergelenk von *Crocidura russula* (obere Reihe) und *Soriculus nigrescens* (untere Reihe). Kiefergelenk von der Seite in a, rechte Kopfhälfte; linke Gelenkgrube von vorn in b; rechter Gelenkkopf von hinten in c. Cap. mand. dors. (vent.) = dorsaler (ventraler) Kieferkopf, Fac. art. vent. = ventrale Gleitfläche der Gelenkgrube, bzw. des Kieferkopfes. Stärkere Fasern im unteren Gelenkteil, „häutige" Gelenkkapsel im oberen Teil

Soriciden besteht grundsätzlich aus zwei verschieden starken Bindegewebstypen, die bei den untersuchten Arten unterschiedlich verteilt sind. Allgemein ist der ventrale Gelenkteil mit kräftigen Bindegewebsfasern befestigt, während der dorsale Teil aus zarterem, „häutig" erscheinendem Bindegewebe besteht.

Bei *C. russula* umschließt die Gelenkkapsel den Gelenkkopf als ganzen und verbindet ihn mit der Gelenkgrube (Abb. 8). Der ventrale Gelenkkopf ist mit besonders starkem Bindegewebe an der Margo ventralis befestigt (vgl. Abb. 8, b). Oberhalb des ventralen Randes ist die Gelenkkapsel häutig. Die Ausdehnung ist hier nur bei intakter Kapsel gut zu identifizieren, wenn bei der Präparation durch simulierte Kieferbewegungen diese dünne Kapsel aufgebläht ist. Das dünne Bindegewebe reicht dorsal bis an die äußerste Grenze der Margo dorsalis. An der Gelenkgrube reicht es labial nicht ganz an ihre weiteste Begrenzung heran (vgl. Abb. 8, a), lingual jedoch bis an den innersten Rand der Gelenkgrube (vgl. Abb. 8, b). Am Gelenkkopf befinden sich entsprechend dazu lingual an seiner gesamten Länge die Befestigungsfasern (Abb. 8, c). Auf seiner labialen Seite ist der größte Teil der „interartikularen Fläche" nicht von der Gelenkkapsel eingeschlossen. Die Bindegewebsfasern, mit denen der Discus articularis auf dieser Seite befestigt ist, gehen an dessen unterem Ende in die Fasern über, die sich labial an der ventralen Gleitfläche befinden.

Bei *Neomys* und *Soriculus* besteht die Gelenkkapsel aus zwei Teilen. Der untere Gelenkkopfteil ist wie bei *Crocidura* in diesen Gattungen mit stärkeren Fasern befestigt. Diese sind besonders kräftig an dessen caudal gelegener Spitze. Sie umschließen ganz den unteren Gelenkteil, sind zum Inneren des Gelenks jedoch nicht so stark (Abb. 8, e). Die häutige Gelenkkapsel schließt den übrigen Teil des Gelenks ein und umfaßt die Margo dorsalis völlig. In der Gelenkgrube reicht sie ebenso wie bei *Crocidura* labial nicht bis an ihre weiteste Ausdehnung (Abb. 8, d).

Zwischen der Gelenkscheibe und den Befestigungsfasern an der lingualen Seite des Gelenkkopfes besteht keine direkte Verbindung. Damit ist der Discus articularis bei *Neomys* und *Soriculus* stärker isoliert als bei *Crocidura*. Insgesamt sind die beiden Teile des Gelenkkopfes bei den untersuchten Soricinen durch die sie umschließenden Kapseln deutlich getrennt.

Zur Funktion des Kiefergelenks

Vorstellungen von Fearnhead et al. (1954), Repenning (1967) und Storch (1968), daß der ventrale Gelenkkopfteil nach seiner Beziehung zur Gelenkpfanne Möglichkeiten für drehende Bewegungen und der dorsale Teil eher für gleitende Bewegungen besitzt, wurden eigenen Untersuchungen zugrunde gelegt. Als ein Ergebnis wurde hervorgehoben, daß die untersuchten Soricinae vermutlich zu differenzierteren Kieferbewegungen befähigt sind, während bei den Crocidurinae einfachere Bewegungen angedeutet sind (Dötsch 1982, im Druck). Diese Annahmen lassen sich durch die vorliegenden Befunde stützen. Dorsale und ventrale Teile des doppelten Kiefergelenks werden bei den Kaubewegungen zu unterschiedlichen Zeiten belastet; der ventrale beim Öffnen, der dorsale beim Schließen des Mauls. Bei *Soriculus* und *Neomys* kann sich der ventrale Gelenkkopf in das als „Grube" erweiterte Pterygoid drehen, wenn sich das Maul öffnet. Währenddessen gleitet der obere relativ kleinere Gelenkkopf an der dorsad gerichteten Margo dorsalis vorbei nach außen und rostral. Gelenkkopf und Gelenkpfanne sind nach ihrer Form so aufeinander abgestimmt, daß bei dieser Bewegung die Mandibel auch labiad gezogen wird.

Bei *Crocidura* und *Suncus* ist eine insgesamt stärkere Verschiebung des Kiefers nach vorn möglich, da die miteinander verbundenen Gelenkkopfteile eher als ganzes in der mehr vertikal orientierten Gelenkgrube gleiten können. Da hier die Margo dorsalis nach rostral gerichtet ist und das Pterygoid weder morphologisch noch funktionell eine Beziehung zum unteren Teil des Gelenks besitzt, sind die Möglichkeiten für differenziertere Bewegungen eingeschränkt.

Verschiebbare Disci articulares können nach Waldeyer (1975) und Lebedinsky (1938)

zur größeren Beweglichkeit des Kiefergelenks beitragen. Daneben sollen Gelenkzwischenscheiben nach MOORE (1981) und anderen Autoren Inkongruenzen zwischen den Gleitflächen des Gelenks ausgleichen, eine bessere Druckverteilung bewirken, ein Gelenk vollständig unterteilen und als Puffer zum Abfangen von Stößen dienen. Nach ihrer Morphologie müßten die Disci bei den untersuchten Arten der beiden Soriciden-Unterfamilien unterschiedlich wirksam sein.

Der vergrößerte, abgewinkelte Discus von *Crocidura* und *Suncus* gleicht die Unebenheiten im ungleich weiten Gelenkspalt zwischen Gelenkkopf und -grube aus. Die labiale, kleinere Fläche des Discus wird beim Öffnen beansprucht, die linguale, größere beim Schließen. Vermutlich wird durch diesen Discus eine exakte Lenkung des Kiefers erreicht. Die Gelenkscheibe ist stärker am Gelenkkopf befestigt als bei *Soriculus* und *Neomys* und im ganzen mehr nach vorn verschiebbar. Die einfachere Gelenkscheibe der Soricinen kann auf dem dorsalen Gelenkkopf leichter gleiten, da sie lockerer angebracht ist. Vermutlich macht sie differenziertere Bewegungen daher besser mit. Bei mutmaßlichen einseitigeren Kieferbewegungen von *Crocidura* und *Suncus* wird das Gelenk stärker als ganzes belastet, so daß ein größerer als Puffer dienender Discus notwendig ist.

Nach MOORE (1981) wird je nach der Festigkeit der Bindegewebskapsel des Kiefergelenks eine unterschiedlich starke seitliche Bewegung des Kiefers erreicht. Da die Bindegewebsfasern im ventralen Gelenkteil bei *Soriculus* und *Neomys* caudal sehr stark sind, sonst nach allen Seiten hin jedoch lockerer, ist die Möglichkeit, den Kiefer seitlich zu drehen, hierdurch mehr betont. Bei *Crocidura* und *Suncus* sind die kräftigen Fasern gleichmäßiger befestigt.

Die Tatsache, daß nur bei den untersuchten Soricinen die beiden Teile des Gelenkkopfes durch zwei Kapseln getrennt sind, unterstützt die hier vermuteten Annahmen differenzierterer Bewegungen des Kiefergelenks. Das einfachere Gelenk der Crocidurinen ist nur von einer Gelenkkapsel umgeben und damit für einseitigere Kieferbewegungen funktionell besser geeignet.

Diskussion

Das „doppelte Kiefergelenk" der Soriciden trägt zwei Gelenkflächen, die mit je einer Pfanne des Oberschädels artikulieren. MCDOWELL (1958) beschreibt für das Kiefergelenk der Spitzmäuse zwei Gelenkköpfe. Er stellt diese auch für die Solenodontidae fest, betont, daß hier das Mandibulargelenk nur funktionell, nicht jedoch anatomisch aus zwei Teilen besteht. Alle Crocidurinen besitzen einen relativ einfachen Gelenkfortsatz mit zwei durch eine Knochenbrücke verbundenen Gelenkköpfen. Bei allen Soricinen sind die beiden Gelenkteile durch eine Knochenrinne klar getrennt und seitlich gegeneinander versetzt (Abb. 2). RZEBIK-KOWALSKA (1968) macht diese Unterscheidung nicht.

Der Discus articularis bedeckt nach FEARNHEAD et al. (1954) bei *Sorex minutus* die Gleitfläche des oberen Gelenkkopfes und ist über die Knochenrinne bis zur unteren Gleitfläche ausgedehnt. Nach eigenen Beobachtungen an *Neomys, Sorex, Soriculus* und *Anourosorex* (Soricinae) ist die Gelenkscheibe jedoch auf die Gleitfläche des dorsalen Kieferkopfes beschränkt. Dagegen wurde an allen untersuchen Arten der Crocidurinae ein bis an die obere Grenze des ventralen Gelenkkopfes reichender Discus festgestellt (Abb. 5). GASC (1963) gelang es nicht, am Kiefergelenk von Crocidurinen *(Suncus, Sylvisorex, Crocidura, Myosorex)* einen „Meniscus" ausfindig zu machen. Dazu sei betont, daß die Gelenkzwischenscheiben der Kiefergelenke keine Menisci darstellen, die das Gelenk nur unvollständig unterteilen. Es handelt sich vielmehr um „Disci articulares", die die Gelenkhöhle vollständig aufgliedern.

Gelenkkapseln wurden bisher nur von GASC (1963) für die Soriciden beschrieben. Er beobachtete am Gelenk jeder Kieferseite der Crocidurinen zwei ligamentöse Kapseln. In seinen Darstellungen ist deren Ausdehnung unklar. Nach den eigenen Untersuchungen

besitzt das Kiefergelenk von *Neomys* und von *Soriculus* zwei Gelenkkapseln, das von *Crocidura* jedoch nur eine.

Das „doppelte“ Kiefergelenk“ der Soriciden arbeitet zweifellos differenzierter, als aus den wenigen Hinweisen über die Art der Nahrungsaufnahme zu erwarten ist. Spitzmäuse lassen sich nach ihren Kieferführungen keinesfalls dem „Greiftyp“ (Kühlhorn 1938) zuordnen. Gebisse dieses Typs beschränken sich auf Schneiden und Greifen und sind für die Carnivora typisch. Dieses wird mit überwiegend vertikaler Kieferbewegung erreicht (Fearnhead et al. 1954; Mills 1966). Den „universellen Kauapparaten mit der Möglichkeit vertikaler, lateraler und longitudinaler Unterkieferbewegungen“ (Fiedler 1953; Hendrichs 1965) kommt der Kauapparat bei den Spitzmäusen am nächsten.

Die Frage einiger Autoren, welcher der beiden Teile des Kiefergelenks den funktionellen Angelpunkt darstellt (z. B. Fearnhead et al. 1954; Gaughran 1954; Gasc 1963; Repenning 1967), ist je nach Phase im Kauzyklus unterschiedlich zu beantworten. Eindeutig ist, daß beide Gelenkteile beansprucht werden. Doben-Florin (1964) hat kurz darauf hingewiesen, daß zusammenhängende und geteilte Gleitflächen des Gelenkkopfes unterschiedliche Kieferführungen bewirken. Gasc (1963) deutet nur an, daß die zwei Gelenke „mécaniquement distincts“ arbeiten.

Vergleiche zwischen den Crocidurinae und den Soricinae, in denen alle Aspekte zur Kaufunktion berücksichtigt werden, fehlen. Aus Arbeiten über Teilkomplexe (Ärnbäck-Christie-Linde 1907; Fiedler 1953; Fearnhead et al. 1954; Gaughran 1954; Sharma 1958; Gasc 1963; Mills 1966; Repenning 1967; Pernetta 1977) wie auch aus meinen Untersuchungen (Dötsch 1982) ist zu erkennen, daß die beiden Unterfamilien zwei verschiedenen Funktionsgruppen ihres Kauapparates angehören.

Röntgenfilmaufnahmen an kauenden Spitzmäusen über die Bewegungen der beiden Gelenkköpfe liegen bisher nicht vor. Die eigenen anatomischen Untersuchungen zeigen, daß die seitliche Exkursionsmöglichkeit des Gelenks bei den Soricinae besser entwickelt ist: Der untere Kopf des Doppelgelenks kann das Pterygoid als Teil der Gelenkgrube nutzen. Die einfache Gelenkscheibe kann bei stärker seitlichen Bewegungen im Gelenk leichter verschoben werden. Bei den Crocidurinae ist der untere Teil des Gelenkkopfes kleiner und durch die „Knochenbrücke“ und den vergrößerten Discus articularis mit dem oberen verbunden, so daß beide Anteile mehr als Einheit arbeiten. Das Pterygoid ist hier nicht an der Bildung der Gelenkgrube beteiligt.

Die Gewichte des für seitliche Kieferbewegungen zuständigen M. pterygoideus externus sind bei den beiden Unterfamilien unterschiedlich; ebenso sind die Zugrichtungen dieser Muskeln verschieden. Die schräg versetzten, getrennten Gelenkkopfteile des Unterkiefers der Soricinen vergrößern den Ansatz für den hier mächtiger entfalteten M. pterygoideus externus. Zwischen den miteinander verbundenen Gelenkkopfteilen der Crocidurinen ist die Ansatzfläche für diesen Kaumuskel kleiner. Hinweise auf solche Zusammenhänge finden sich zwar bei Chaline et al. (1974), doch lagen bisher keine Gewichte der Kaumuskeln vor. Der Unterschied in den Gewichten des M. pterygoideus externus zwischen den Crocidurinae und den Soricinae ist beträchtlich (Dötsch 1982; 1982, im Druck): So beträgt z. B. sein Anteil an der Gesamtkaumuskulatur bei *Suncus murinus* 1,0 %, dagegen bei *Soriculus caudatus* 4,3 %. Bei den Soricinae hat der zweiköpfige M. pt. externus von der größeren Ansatzfläche am Gelenkkopf aus einen stärker dorsoventralen Verlauf. Dadurch wird die die Mandibel seitwärts drehende Komponente verstärkt. Der M. pt. externus zieht demgegenüber bei den Crocidurinae mehr rostrocaudad, so daß er ihren Unterkiefer stärker nach vorn bewegt.

Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß die Hausspitzmaus *(Crocidura russula)* gleichmäßiger frißt als die Wasserspitzmaus *(Neomys fodiens)* (Dötsch 1982). Dieses wird besonders durch das regelmäßigere Wechseln der Beute von einer zur anderen Seite des Gebisses bei *C. russula* deutlich. Die Wasserspitzmaus „kaut etwas gründlicher“, während die Hausspitzmaus ihre Beute mit häufigeren „Schnappbewegungen“ bearbeitet. Nach

REPENNING (1967) besteht bei den Soricinae die Tendenz, den posterioren Teil der Mandibel linguad in den Hirnschädel zu ziehen. Dies soll nach ihm das Ergebnis der Richtungsänderung der Kiefergelenkflächen sowie der Zugrichtung des M. temporalis sein. FEARNHEAD et al. (1954) vermuten, daß die Entwicklung doppelter Gelenkflächen aus der Änderung der Richtung des Druckes resultiert, der durch die Kaumuskeln auf das Gelenk ausgeübt wird. Die eigenen Untersuchungen an der Kaumuskulatur lassen sich mit diesen Vorstellungen in Beziehung bringen (DÖTSCH 1982). Am wichtigsten ist hier: Alle Soriciden besitzen eine insgesamt stärker horizontal und medial als vertikal gerichtete Kaumuskulatur. In den Gewichten und der Zugrichtung einzelner Kaumuskeln oder deren Teile bestehen aber Unterschiede zwischen den beiden Unterfamilien. Diese betreffen vor allem den M. temporalis. Bei den Soricinen sind die Temporalisteile (bes. 1 u. 2) stärker seitlich auf den bei manchen Arten sehr schräg stehenden Processus coronoideus (Kronenfortsatz), der als Ansatzfläche dient, gerichtet. Bei den Crocidurinen ist die Längskomponente in der Zugrichtung der Muskeln betont.

In dieses Bild passen auch die Annahmen REPENNINGS (1967). Bei den mutmaßlichen umfangreicheren seitlichen Exkursionen des Kiefergelenks der Soricinae wird durch die seitlich wirkenden Temporalisteile die Mandibel eher transversal in den Schädel hineingezogen. Die nach dem Bau des Gelenks stärker rostral gerichteten Bewegungsmöglichkeiten des Kiefers bei den Crocidurinen sind mit den hier mehr sagittal wirkenden Teilen des M. temporalis korreliert. Ergänzend hierzu sei hervorgehoben, daß die der Gelenksicherung dienenden M. t. pars suprazygomatica und M. zygomaticomandibularis (Teile des M. temporalis) bei *Crocidura* und *Suncus* wesentlich stärker entfaltet sind als bei *Sorex*, *Neomys* und *Soriculus*. Vermutlich wird das freier stehende Kiefergelenk der Crocidurinen durch diese Muskeln bei kräftigeren und nach vorn gerichteten Bewegungen besser gesichert. M. masseter und M. pterygoideus internus, die an Vorziehbewegungen des Unterkiefers beteiligt sein dürften, sind bei den Crocidurinae kräftiger als bei den Soricinae. Dieser Befund unterstützt die Vermutung, daß bei den Crocidurinae die Bewegungen stärker rostrad gerichtet sind.

Die Evolution des „doppelten Kiefergelenks“ ist noch nicht geklärt. Vor allem herrscht Unklarheit darüber, welcher der beiden Gelenkkopfteile ein Neuerwerb ist. Nach GAUGHRAN (1954) soll der dorsale Teil das ursprüngliche Gelenk bilden. Er leitet diese Annahme aus einem Vergleich der Lage des Doppelgelenks der Soriciden mit der Position der einfachen Kiefergelenke der übrigen Säugetiere ab. In Anlehnung an WINGE 1941/42 (zit. in GAUGHRAN) soll die Entwicklung eines Doppelgelenks das Ergebnis der Condylarverlängerung sein. Im weiteren wird die Entstehung eines doppelten Gelenkes von GAUGHRAN als Kompensation zum Verlust des tiefen M. masseter verstanden. Danach ließe sich aber kein Grund für eine unterschiedlich starke Trennung der zwei Kiefergelenke in den beiden Unterfamilien erkennen. Spitzmäuse besitzen einen relativ einheitlichen M. masseter. Nach DOBEN-FLORIN (1964) bedeutete die Unterteilung der Gelenkfläche des Processus articularis bei den ausgestorbenen Heterosoricinae eine starke Spezialisierung. *Domnina* als ein Angehöriger der Heterosoricinae besaß einen einfachen Gelenkkopf. Unter den Soricinae sind erst seit dem Pliozän geteilte Gelenkflächen bekannt, während im Oligozän und Miozän nur Formen mit ungeteilten Gelenkflächen auftraten. Nach REPENNING (1967, in Anlehnung an MCDOWELL 1958) haben sich doppelte Gelenkflächen im frühen Miozän entwickelt. ENGESSER (1975) hat die Zweiteilung des Mandibulargelenks in der Geschichte der Heterosoricinae genauer verfolgt und konnte mehrere Teilungsstadien feststellen. Doch weist er darauf hin, daß diese nicht unbedingt eine phylogenetische Reihe darstellen. FEARNHEAD et al. (1954) deuten die Entstehung des doppelten Kiefergelenks funktionell als Folge veränderter Druckverhältnisse bei veränderten sonstigen Schädelproportionen.

Die aus der Morphologie des Gelenks, der Kaumuskulatur und Schädelstruktur abgeleitete unterschiedliche Bewegungsmöglichkeit des Unterkiefers bei Arten der beiden Unter-

familien wirft die Frage auf, ob die Zusammensetzung der Nahrung spezifische Erfordernisse an den Kauapparat stellt. Aufgrund der bisher bekannten Nahrungsanalysen lassen sich keine eindeutigen Unterschiede zwischen den Unterfamilien erkennen. Die geographische Verbreitung (Repenning 1967) zeigt, daß offensichtlich eine klimaadaptierte Entwicklung (Vogel 1976) stattgefunden hat: Die Soricinae kommen überwiegend in kaltfeuchten Klimaten vor, die Crocidurinae dagegen in wärmeren Gebieten. Das wirft die Frage auf, ob die Verbreitung der Spitzmäuse und der Beute eng gekoppelt ist. Zwar spielen beispielsweise Regenwürmer bei Arten der Soricinae (z. B. *Sorex*, *Neomys*, *Soriculus*), die allgemein in feuchteren Gebieten leben, in der Nahrung eine große Rolle; doch fanden sich auch in Mägen von *Crocidura russula* im Winter viele Regenwürmer (Bever 1980). Nahrungsanalysen bei Crocidurinen und Soricinen, die in gleichen Gebieten vorkommen, zeigen besonders deutlich, daß in der Nahrung keine auffallenden Unterschiede bestehen müssen. So enthielten die Mägen von *Soriculus nigrescens* (Soricinae) und *Suncus murinus* (Crocidurinae) aus Nepal fast gleiche Anteile von Regenwürmern und Insekten; *Soriculus caudatus* (Soricinae) hatte erheblich weniger Regenwürmer und wesentlich mehr Insekten gefressen (Abe, im Druck). Käfer mit hartem Skelett, die allgemein in trockeneren, wärmeren Gebieten häufiger sind, wurden bei verschiedenen Arten der Soricinae zu einem größeren Anteil gefunden als bei den wenigen, bisher untersuchten Crocidurinae.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. J. Niethammer, Bonn, der diese Arbeit anregte und das Manuskript einer kritischen Durchsicht unterzog. Die Gattungen *Suncus* und *Soriculus* wurden von Herrn Prof. Niethammer, Herrn Dr. F. Weisser und Herrn H. Posamentier (GTZ) gesammelt. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) ermöglichte einen Besuch des British Museum (Natural History) in London. Frau P. D. Jenkins war bei der Beschaffung einer Arbeitsmöglichkeit im Britischen Museum und der Ausleihe von Material behilflich.

Zusammenfassung

Im Anschluß an frühere Untersuchungen über den Kauapparat der Soricidae (Dötsch 1982) wurde das Kiefergelenk an weiteren Arten der Crocidurinae und Soricinae untersucht. Spitzmäuse besitzen ein „doppeltes Kiefergelenk“, dessen Teile bei den Soricinae durch eine Knochenrinne getrennt sind. Bei dem einfacheren Gelenk der Crocidurinae sind dessen Teile durch eine Knochenbrücke verbunden. Mit Ausnahme von *Sorex* ist die Gelenkregion bei den Soricinae größer als bei den Crocidurinae, ein Effekt der vergrößerten „interartikularen Fläche“ zwischen den Teilen des doppelten Kiefergelenks. Größe und Richtung der zwei Gleitflächen des Gelenkkopfes sind in den beiden Soriciden-Unterfamilien prinzipiell unterschiedlich und mit den entsprechenden Teilen der Gelenkgrube korreliert. Nur bei den Soricinae bildet das Pterygoid einen Teil der Gelenkgrube. Die Crocidurinae besitzen einen vergrößerten und mehr nach vorn verschiebbaren Discus articularis, der vermutlich eine exakte Lenkung des Kiefers bewirkt. Die einfachere und nur auf der dorsalen Gleitfläche des Gelenkkopfes locker befestigte Gelenkzwischenscheibe der Soricinae kann bei differenzierteren Bewegungen leichter gleiten. Bei den Crocidurinen ist das einfachere Gelenk von einer einheitlichen Gelenkkapsel umgeben, während die getrennten Gelenkkopfteile der Soricinen von zwei Kapseln eingefaßt sind.

Nach der Morphologie des Kiefergelenks und der Ausprägung der Kaumuskulatur sind bei den Soricinae die Möglichkeiten für stärker seitliche und insgesamt differenziertere Kieferbewegungen besser entwickelt. Bei den Crocidurinae dürften kräftigere, nach vorn gerichtete und insgesamt einfachere Bewegungen stattfinden.

Literatur

Abe, H. (1982): Ecological distribution and faunal structure of small mammals in Central Nepal. Mammalia **46** (im Druck).

Ärnbäck-Christie-Linde, A. (1907): Der Bau der Soriciden und ihre Beziehungen zu anderen Säugetieren. Morphol. Jb. **36**, 463–514.

Bever, K. (1980): Die Nahrung der Hausspitzmaus *Crocidura russula*. Diplomarbeit, Bonn.

Butler, P. M.; Joysey, K. A. (1978): Development, function and evolution of teeth. Academic Press, London-New York-San Francisco.

Chaline, J. et al. (1974): Les proies des rapaces (petits mammifères et leur environnement). Doin.

Crompton, A. W.; Hiiemäe, K. M. (1970): Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the American opossum, *Didelphis marsupialis* L. J. Linn. Soc. (Zool.) **49**, 21–47.

Doben-Florin, U. (1964): Die Spitzmäuse aus dem Alt-Burdigalium von Wintersdorf-West bei Eichstätt in Bayern. Bayer. Akad. Wiss. Abh., N. F., H. 117.
Dötsch, Ch. (1982): Der Kauapparat der Soricidae (Mammalia, Insectivora). Funktionsmorphologische Untersuchungen zur Kaufunktion bei Spitzmäusen der Gattungen *Sorex* Linnaeus, *Neomys* Kaup und *Crocidura* Wagler. Zool. Jb. (Anat.) **108**, 421–484.
— (1982): Masticatory function in shrews (Mammalia, Insectivora). Acta Zool. Fennica (im Druck).
— (1983): Morphologische Untersuchungen am Kauapparat der Soriciden *Suncus murinus* L., *Soriculus nigrescens* G. und *Soriculus caudatus* H. Säugetierkdl. Mitt. (im Druck).
Engesser, B. (1975): Revision der europäischen Heterosoricinae (Insectivora, Mammalia). Eclog. geol. Helv. **68**, 649–671.
Fearnhead, R. W. et al. (1954): The tempero-mandibular joint of shrews. Proc. Zool. Soc. Lond. **125**, 795–806.
Fiedler, W. (1953): Die Kaumuskulatur der Insectivora. Acta Anat. **18**, 101–175.
Gasc, J. P. (1963): La musculature céphalique chez *Suncus* Ehr., *Crocidura* Wag., *Sylvisorex* Thom., *Myosorex* Gr. Mammalia **27**, 582–601.
Gaughran, G. P. L. (1954): A comparative study of the osteology and myology of the cranial and cervical regions of the shrew *Blarina brevicauda* and the mole, *Scalopus aquaticus*. Misc. Publ. Mus. Zool. Univers. of Michigan, 1–80.
Hendrichs, H. (1965): Vergleichende Untersuchung des Wiederkauverhaltens. Biol. Zentralblatt **84**, 681–751.
Heller, F. (1958): Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alb). N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **107**, 1–102.
— (1963): Eine altquartäre Wirbeltierfauna des unteren Cromerium aus der nördlichen Frankenalb. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **118**, 1–20.
Hiiemäe, K. M. (1967): Masticatory function in the mammals. J. dent. Res. **46**, 883–893.
— (1978): Mammalian mastication, a review of the activity of the jaw muscles and the movements they produce in chewing. In: Development, function and evolution of teeth. Ed. by P. M. Butler and K. A. Joysey. New York, London: Academic Press, 359–398.
Hoever, R. (1902): Über die Beziehungen zwischen Kaumuskulatur, Kiefergelenk und Zahnsystem der Säugetiere. Inaug.-Diss. Bonn.
Kallen, F. G.; Gans, C. (1972): Mastication in the little brown bat, *Myotis lucifugus*. J. Morphol. **136**, 385–420.
Kühlhorn, F. (1938): Anpassungserscheinungen am Kauapparat bei ernährungsbiologisch verschiedenen Säugetieren. Zool. Anz. **121**, 1–17.
Lebedinsky, N. G. (1938): Über die funktionelle Bedeutung der verschiedenen Höhe des Ramus ascendens mandibulae bzw. des Unterkiefergelenkes bei Säugetieren. Vjschr. naturf. Ges. Zürich **83**, 217–224.
Lubosch, W. (1907): Universelle und spezialisierte Kaubewegungen bei Säugetieren. Biol. Zentralblatt **27**, 613–624, 652–665.
McDowell, S. B. (1958): The greater Antillean insectivores. Am. Mus. Nat. History Bull. **115**, 115–214.
Mills, J. R. E. (1966): The functional occlusion of the teeth of Insectivora. J. Linn. Soc. (Zool.) **46**, 1–26.
— (1967): A comparison of lateral jaw movements in some mammals from wear facets on the teeth. Archs. oral. Biol. **12**, 645–661.
Moore, W. J. (1981): The mammalian skull (Biological structure and function). Cambridge: Cambridge University press.
Pernetta, J. C. (1977): Anatomical and behavioural specialisations of shrews in relation to their diet. Canad. J. Zool. **55**, 1442–1453.
Repenning, C. A. (1967): Subfamilies and genera of the Soricidae. Geol. Surv. Prof. Pap. **565**, 1–69.
Rzebik-Kowalska, B. (1968): *Crocidura* Wagler and other Insectivora (Mammalia) from the quaternary deposits of Tornewton Cave in England. Acta Zool. Cracoviensa **13**, 251–263.
Sharma, D. R. (1958): Studies on the anatomy of the Indian insectivore *Suncus murinus*. J. Morphol. **102**, 427–553.
Storch, G. (1968): Funktionstypen des Kiefergelenks bei Säugetieren, Nat. und Mus. **98**, 41–46.
Sulimsky, A. (1959): Pliocene insectivores from Węże. Acta Palaeontol. Polonica **4**, 119–163.
Vogel, P. (1976): Energy consumption of European and African shrews. Acta Theriol. **21**, 195–206.
Waldeyer, A. (1975): Anatomie des Menschen I. Berlin: De Gruyter.
Weijs, W. A. (1973): Morphology of the muscles of mastication in the albino rat *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769). Acta morph. neerl.-scand. **11**, 321–340.
Weijs, W. A.; Dantuma, R. (1975): Electromyography and mechanics of mastication in the albino rat. J. Morphol. **146**, 1–34.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Christel Dötsch, Zoologisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn 1

Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe Centrale et Orientale

I. Génétique

Par F. Bonhomme, J. Catalan, S. Gerasimov, Ph. Orsini et L. Thaler

Reception du Ms. 12. 8. 1982

Abstract

The complex of species of genus Mus in Central and Oriental Europe. I. Genetic

Mice from Austria, Yugoslavia, Rumania, Bulgaria and Greece are analysed at 40 loci by starch gel electrophoresis. Among the five European biochemical groups of Mice (*Mus* 1, 2, 3, 4A and 4B) only *Mus* 3 is absent from Central and Oriental Europe. *Mus* 1 and *Mus* 2 interact along a narrow hybrid zone running across Bulgaria up to the Black Sea. In spite of the absence of reproductive isolation between *Mus* 1 and *Mus* 2 the genetic distance between these two groups is nearly the same as that between *Mus* 1 and *Mus* 4A on the one hand, and *Mus* 2 and *Mus* 4B on the other.

Although the genetic distance between *Mus* 4A and *Mus* 4B is quite small, these two groups behave as two species since no hybridisation has occured in experimental conditions due to their high level of mutual agressivity. Hybridisations between the other groups have been obtained and show varying degrees of hybrid dysgeneses and particularly cases of male sterility. The mound-building Mouse is identified as *Mus* 4B.

Introduction

L'existence en Europe Centrale et Orientale d'une souris d'extérieur distincte de la souris domestique est reconnue depuis lontemps (Petenyi 1882; Schwarz et Schwarz 1943; Festetics 1961). La démonstration du rang spécifique de cette distinction a été obtenue récemment par les techniques de la génétique biochimique des populations (Bonhomme et al. 1978; Thaler et al. 1981a, 1981b). Ainsi l'on sait maintenant qu'il existe dans le bassin du Danube et les pays avoisinants quatre groupes biochimiques distincts. Au nord de la zone considérée (nord Yougoslavie, Autriche, Hongrie, Roumanie, nord Bulgarie, Ukraine), la semi-espèce orientale de *Mus musculus* qui constitue le groupe biochimique *Mus* 2 *(M. m. musculus)* se trouve en sympatrie avec la souris d'extérieur formant le groupe *Mus* 4B. Au sud de cette zone (sud Yougoslavie, sud Bulgarie, Grèce, Turquie), la souris d'extérieur du groupe *Mus* 4A se trouve en sympatrie avec la souris domestique *Mus* 1 (semi-espèce *M. m. domesticus*).

Cependant, certains problèmes sont restés non-résolus à ce jour, à savoir:

- Les souris d'extérieur présentent une différenciation génetique entre le nord (*Mus* 4B) et le sud (*Mus* 4A) de leur aire de répartition. Quelles sont les relations biosystématiques qui existent entre ces deux ensembles, et partant, quels sont leurs statuts taxinomiques?
- Quels sont les emplacements exacts et la nature des contacts entre *Mus* 1 et 2 d'une part et *Mus* 4A et 4B d'autre part?
- Sur quelles bases écologiques ces souris se répartissent-elles le terrain? Quelles sont les souris bâtisseuses de tumulus?
- Quels sont les critères morphologiques et génétiques qui permettent de les différencier? Nous tentons de répondre à ces questions dans cet article et celui qui lui fait immédiatement suite.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4802-0078 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 78–85

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Matériel et méthode

Les techniques d'électrophorèse employées ici sont maintenant classiques et analogues à celles décrites ailleurs (Selander et al. 1971; Harris et Hopkinson 1972). Nous donnons ci-dessous la liste des systèmes et des tampons employés:

Locus Symbole	N° E.C.	Nom du locus	Organe et Tampon
Adh-1	1.1.1.1.	Alcool deshydrogénase-1	Foie Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Gdc-1	1.1.1.8.	Glycérol-3-phosphate deshydrogénase	Rein Tris citrate pH 8.0
Sdh-1	1.1.1.14.	Sorbitol deshydrogénase-1	Rein Tris citrate pH 8.0
Ldh-1	1.1.1.27.	Sous-unité A de la Lactate deshydrogénase-1	Rein Tris citrate pH 6.7
Ldh-2	1.1.1.27.	Sous-unité B de la Lactate deshydrogénase-2	Rein Tris citrate pH 6.7
Mor-1	1.1.1.37.	Malate deshydrogénase-1	Rein Tris citrate pH 6.7
Mor-2	1.1.1.37.	Malate deshydrogénase-2	Rein Tris citrate pH 6.7
Mod-1	1.1.1.40.	Malic enzyme-1	Rein Tris citrate pH 8.0
Mod-2	1.1.1.40.	Malic enzyme-2	Rein Tris citrate pH 8.0
Idh-1	1.1.1.42.	Isocitrate deshydrogénase-1	Rein Tris citrate pH 6.7
Idh-2	1.1.1.42.	Isocitrate deshydrogénase-2	Rein Tris citrate pH 6.7
Pgd	1.1.1.44.	Phosphogluconate deshydrogénase	Rein Tris citrate pH 8.0
Gpd-1	1.1.1.47.	Glucose deshydrogénase-1	Rein Lithium hydroxyde pH 8.3
Gpd-x	1.1.1.49.	Glucose-6-phosphate deshydrogénase	Hémolysat Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Sod-1	1.15.1.1.	Superoxide dismutase-1	Rein Tris citrate pH 8.0
Np-1	2.4.2.1.	Nucléoside phosphorylase-1	Hémolysat Tris glycine citrate pH 8.5
Got-1	2.6.1.1.	Glutamate oxaloacétate transaminase-1	Foie Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Got-2	2.6.1.1.	Glutamate oxaloacétate transaminase-2	Foie Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Pk-2	2.7.1.40.	Pyruvate kinase-2	Coeur Tris phosphate magnésium pH 8.2
Ak-1	2.7.4.3.	Adénylate kinase-1	Foie Histidine HCl pH 7.0
Ak-3	2.7.4.3.	Adénylate kinase-3	Foie Histidine HCl pH 7.0
Pgm-1	2.7.5.1.	Phosphoglucomutase-1	Hémolysat Tris citrate pH 6.4
Pgm-2	2.7.5.1.	Phosphoglucomutase-2	Foie Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
	3.1.1.1.	Estérases:	
Es-1		Sérum estérase-1	Sérum Lithium hydroxyde pH 8.3
Es-2		Estérase-2	Rein Lithium hydroxyde pH 8.3
Es-3		Estérase-3	Hémolysat Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9

Es-a		Estérase-a	Sérum Lithium hydroxyde pH 8.3
Es-10		Estérase-10	Foie Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Es-14		Estérase-14	Hémolysat Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Es-15		Estérase-15	Coeur Lithium hydroxyde pH 8.3
Amy-1	3.2.1.1.	Amylase salivaire	Salive ou Sérum Tris Glycine pH 8.5
Gda-1	3.5.4.3.	Guanine déaminase-1	Hémolysat Tris borate E.D.T.A. pH 8.6
Ada	3.5.4.4.	Adénosine déaminase	Hémolysat Tris citrate pH 6.4
Car-2	4.2.11.	Anhydrase carbonique-2	Hémolysat Tris borate E.D.T.A. pH 8.6
Glo-1	4.4.1.5.	Glyoxalase-1	Hémolysat Tris borate E.D.T.A. pH 8.6
Mpi-1	5.3.1.8.	Mannose phosphate isomérase-1	Rein Lithium hydroxyde pH 8.3
Gpi-1	5.3.1.9.	Glucose phosphate isomérase-1	Hémolysat Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Hbb		Hémoglobine	Hémolysat Tris maléate E.D.T.A. pH 6.9
Alb-1		Albumine	Sérum Lithium hydroxyde pH 8.3
Trf		Transferrine	Sérum Lithium hydroxyde pH 8.3

Les animaux analysés par ces techniques proviennent des localités suivantes:

Mus 1	Pomorié (Burgas)	Bulgarie	5 individus
	Langadas (Thessaloniki)	Grèce	13 individus
Mus 2	Eisenstadt	Autriche	7 individus
	Ile Braïla	Roumanie	7 individus
	Verbitza (Pleven)	Bulgarie	9 individus
	G[al] Toshevo (Tolbuhin)	Bulgarie	12 individus
	Ljubljana	Yougoslavie	8 individus
Mus 4A	Langadas (Thessaloniki)	Grèce	13 individus
	Plovdiv	Bulgarie	4 individus
	Orizare (Burgas)	Bulgarie	4 individus
	Karnobat	Bulgarie	4 individus
Mus 4B	Mönchhof (Burgenland)	Autriche	19 individus
	Ile Braïla	Roumanie	5 individus
	Plateau Kaptchuka (Pleven)	Bulgarie	2 individus
	Kranevo (Varna)	Bulgarie	5 individus

Les animaux de Grèce et de Roumanie ont déjà fait l'objet de publications séparées (Bonhomme et al. 1978; Thaler et al. 1981a).

Résultats

Caractérisation biochimique et distances génétiques

Dans le Tableau 1 nous donnons les variations alléliques observées à 40 locus protéiques pour les six populations suivantes: *Mus* 1 Pomorié, *Mus* 2 G[al] Toshevo, *Mus* 4A Orizare, Langadas, *Mus* 4B Kranevo, Braïla.

Dans le Tableau 2 nous donnons les valeurs prises, pour les quatre populations de Bulgarie considérées plus haut uniquement, par l'indice:

$$Axy = n - \sum_j (\sum_i x_{ij}\, y_{ij}) \quad \text{(Autem et Bonhomme 1980)}$$

(avec n = nombre de locus considérés et x_{ij} = fréquence du $i^{ème}$ allèle au $j^{ème}$ locus) qui illustre la divergence biochimique entre les quatre groupes pris deux à deux.

Tableau 1

Fréquences alléliques aux quarante locus analysés

Les allèles sont désignés par une lettre en caractère droit quand ils ont déjà été définis officiellement. Sinon ils sont désignés par un nombre en caractères droits qui indique leur mobilité électrophorétique par rapport à l'allèle le plus fréquent chez *M. m. domesticus* dont la mobilité est fixée arbitrairement à 100. Les fréquences sont indiquées par des nombres en italiques : 1 désignant un allèle fixé et les nombres à deux chiffres indiquant un pourcentage

	Mus 1 Pomorié	*Mus 2 A* Gal. Toshevo	*Mus 4 A* Orizare	*Mus 4 A* Langadas	*Mus 4 B* Kranevo	*Mus 4 B* Braila
Mor-2	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Mor-1	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Idh-2	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Gpd-x	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Got-2	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*
Ldh-1	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Pgm-2	a *80* b *20*	a *67* b *33*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Mod-1	a *90* 110 *10*	a *54* 110 *46*	a *1*	a *1*	a *1*	a *80* 110 *20*
Ldh-2	r *1*	r *1*	r *1*	r *1*	r *1*	r *1*
Gpi-1	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Sod-1	a *1*	a *04* b *96*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Alb-1	a *1*	a	c *1*	c *1*	a *1*	a *1*
Es-10	a *60* 60 *40*	a *08* 60 *92*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Sdh-1	a *50* 110 *50*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Got-1	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Gdc-1	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*
Idh-1	a *1*	b *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Es-a	100 *1*	100 *1*	100 *1*	100 *1*	100 *1*	100 *1*
Pgd	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*
Es-3	a *50* b *50*	a *08* b *92*	70 *1*	70 *1*	a *20* 105 *80*	105 *50* a *50*
Ada	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Es-15	100 *10* 90 *90*	100 *96* 90 *04*	110 *1*	110 *1*	110 *50* 115 *50*	115 *40* 110 *60*
Es-2	a *45* b *55*	b *04* c *96*	107 *1*	107 *1*	107 *1*	107 *90* b *10*
Es-1	b *1*	a *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*
Np-1	a *1*	a *35* 90 *50* 70 *15*	a *50* 110 *50*	a *1*	a *1*	a *1*
Amy-1	a *90* b *10*	a *1*	a *1*	a *1*	a *90* b *10*	a *1*
Gda-1	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Mpi-1	b *1*	a *71* b *29*	80 *1*	80 *1*	80 *1*	80 *1*
Pk-2	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Gpd-1	a *70* b *30*	b *04* 95 *96*	95 *17* 90 *83*	95 *65* 90 *35*	95 *1*	95 *1*
Car-2	100 *1*	100 *1*	80 *1*	80 *1*	80 *1*	80 *1*
Adh-1	a *80* b *20*	a *33* b *67*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*
Es-14	r *1*	r *1*	r *1*	r *1*	r *1*	r *1*
Ak-1	100 *1*	100 *1*	100 *1*	100 *1*	100 *1*	100 *1*
Trf	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*
Glo-2	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*	a *1*
Hbb	d *54* s *46*	d *20* s *80*	d *1*	d *1*	d *60* s *40*	d *1*
Mod-2	b *1*	a *40* b *60*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*
Ak-3	100 *1*	100 *1*	80 *1*	80 *1*	80 *1*	80 *1*
Pgm-1	a *40* b *60*	a *14* b *86*	b *1*	b *1*	b *1*	b *1*

Tableau 2

Distances génétiques (Axy et Axy/n) et degré d'hétérozygotie (Hx et nHx) entre populations

A = Axy nombre moyen de locus parmi les 40 analysés pour lesquels diffèrent deux génomes tirés au hazard dans l'un et l'autre des deux groupes considérés; B = Axy/n = coefficient précédent/nombre de locus analysés; *C* = Hx = coefficient d'hétérozygotie classique; *D* = nHx = coefficient précédent multiplié par le nombre de locus analysés

	Mus 1 Pomorié	*Mus* 2A Gal Toshevo	*Mus* 4A Orizare	*Mus* 4B Kranevo
Mus 4A Pomorié	A = 9.97 B = .25	A = 12.87 B = .32	A = 4.33 B = .11	*C = 1.48* *D = .037*
Mus 4A Gal Toshevo	A = 11.46 B = .29	A = 15.00 B = .37	*C = 1.78* *D = .044*	
Mus 2A Orizare	A = 11.66 B = .29	*C = 4.04* *D = .10*		
Mus 1 Kranevo	*C = 4.55* *D = .11*			

En figure 1 nous donnons le dendrogramme qui en résulte.

L'on peut remarquer que la divergence s'etablit à un niveau relativement élevé entre les groupes sympatriques (environ 12 locus différents pour 40 étudiés), mais la distance *Mus* 4A/4B est bien inférieure à celle observée pour *Mus* 1/*Mus* 2. Cette différence se résume principalement à la présence de deux allèles distinctifs aux locus *Es-3* et *Alb-1.* Ceci est constant quelles que soient les populations considérées, et nous avons trouvé une distance génétique nulle entre les quatre populations étudiées de *Mus* 4A d'une part et les quatre populations de *Mus* 4B d'autre part (résultats non présentés dans leur intégralité).

Rapports biosystématiques

Près de la Mer Noire, les différents groupes biochimiques viennent au contact l'un de l'autre près de l'endroit où les Balkans (Stara Planina) rencontrent la côte. La position des zones de contact entre *Mus* 1 et *Mus* 2 d'une part et *Mus* 4A et 4B d'autre part est discutée par Orsini et al. dans l'article suivant.

Le contact entre *Mus* 1 et *Mus* 2 est connu le longue date (Zimmermann 1949; Ursin 1952; Selander et al. 1969; Hunt et Selander 1973) pour les parties plus septentrionales de l'Europe comme étant une zone étroite d'hybridation oú a lieu l'introgression de certains allèles d'un groupe dans l'autre et réciproquement. La Bulgarie ne fait pas exception, et dans les deux populations prises comme exemple, l'on peut voir les effets de cette introgression: ainsi, *Mus* 1 Pomorié possède l'allèle $Mod\text{-}1^{110}$ provenant de *Mus* 2, et *Mus* 2 Gal Toshevo, quoiqu'étant à plus de 50 km de la zone de contact présente l'allèle $Mpi\text{-}1^{b}$ provenant de *Mus* 1. *Mus* 1 et *Mus* 2 ont donc une interaction biosystématique du type semi-spécifique.

Quant à la nature du contact entre *Mus* 4A et 4B, sa connaissance est nécessaire à la détermination de leurs statuts taxinomiques réciproques et à la compréhension de leur évolution. Trois cas peuvent se présenter à priori:

- 1° Existence d'une variation progressive entre la Roumanie et la Grèce par exemple, et partant, d'un cline de fréquence pour les quelques allèles distinctifs des deux groupes. L'interaction serait alors de type subspécifique.

– 2° Existence d'une zone d'hybridation étroite marquant le contact secondaire entre deux ensembles déjà différenciés. L'interaction serait alors de type semi-spécifique (au sens de Hunt et Selander 1973).
– 3° Pas d'échanges génétiques du tout. Les deux ensembles ne possèdent plus la faculté de s'hybrider et interagissent alors comme deux espèces parapatriques.

Les résultats de la présente étude montrent que la première hypothèse peut être exclue. Les deux populations de *Mus* 4A et *Mus* 4B les plus proches que nous ayons étudiées (Orizare et Kranevo respectivement), situées sur la côte de la Mer Noire au sud et au nord de la Stara Planina sont distantes simplement de 80 km et ne montrent aucun signe d'introgression réciproque. Par ailleurs, elles sont biochimiquement totalement identiques à celles de Grèce et Roumanie respectivement.

Une étude détaillée de populations intermédiaires permettrait seule de trancher entre les deux dernières hypothèses. Néanmoins, nous expliquons dans le paragraphe suivant pourquoi nous penchons plutôt en faveur de la dernière d'entre elles.

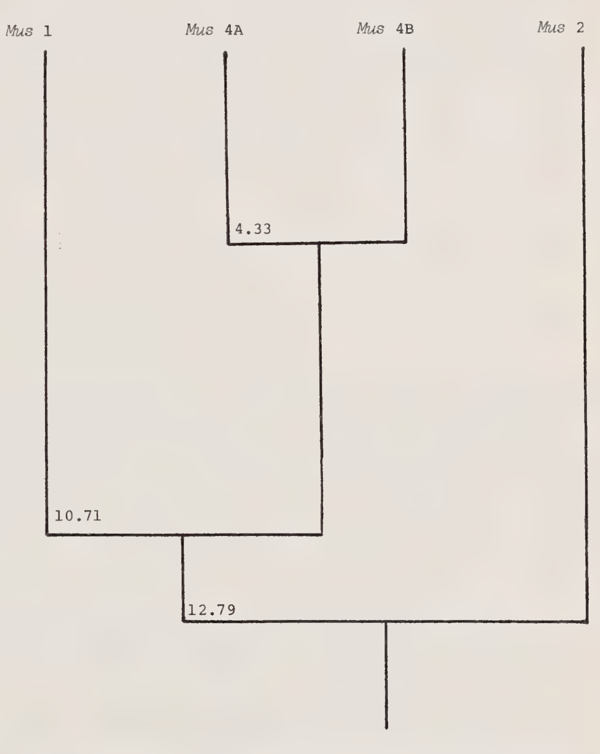


Fig. 1. Dendrogramme montrant les degrés de parenté génétique, établi à partir des coefficients Axy

Hybridations inter-groupes au laboratoire

Mus 1/*Mus* 2: Dans les conditions du laboratoire, les groupes *Mus* 1 et *Mus* 2 se croisent sans difficulté et la fertilité des hybrides est excellente. Il faut noter cependant que Forejt et collaborateurs (Forejt et Ivanyi 1975) ont mis en évidence que certaines populations sauvages de *Mus* 2 ségrégeaient pour des facteurs génétiques au locus *Hst-1* tels que certaines combinaisons hybrides avec certaines souches de laboratoire (rattachées à *Mus* 1) rendent les mâles stériles.

Mus 1/*Mus* 4A: Nous avons obtenu sans difficulté des hybrides F_1 dans des croisements ♂ *Mus* 4A × ♀ C57B16 (souche rattachée à *Mus* 1). Tous les jeunes issus de ces croisements se sont révélés être parfaitement viables, avec cependant un déficit de mâles à la naissance très significatif (7/30). Toutes les femelles hybrides se sont avérées pleinement fertiles avec des tailles de portée normales (5,5 jeunes part portée en moyenne) et tous les mâles hybrides étaient stériles et porteurs de testicules atrophiés. Dans les croisements-retour ♀ F_1 (♂ *Mus* 4A × ♀ C57B16) × ♂ C57B16 de première génération (CR_1), le sexe ratio et la taille des portées se sont avérés normaux. La fertilité des mâles CR_1 est restaurée dans 28 % des cas (7/25). Les mâles CR_1 stériles présentaient tous des testicules de taille comprise entre 4 mm et 6 mm, et les mâles CR_1 fertiles avaient tous des testicules compris entre 6 mm et 9 mm. Si cette stérilité mâles est dûe à des facteurs génétiques indépendants,

d'après nos résultats le nombre de ces derniers doit être compris entre 1 (50 % des ♂ CR_1 seraient alors fertiles) et 2 (25 % des ♂ CR_1 seulement verraient alors leur fertilité restaurée).

Mus 4B/*Mus* 1: Nous possédons des résultats moins complets pour les croisements ♂ *Mus* 4B × ♀ C57B16. Nous avons observé une seule mise bas dans un croisement de ce type. La femelle est morte en mettant bas quatre jeunes dont deux mort-nés. Les deux survivants étaient des femelles qui ont atteint une taille inhabituellement grande et sont restées apparemment stériles.

Mus 4A/*Mus* 4B: Nous avons tenté dans les conditions du laboratoire 8 croisements ♂ *Mus* 4A × ♀ *Mus* 4B et 9 croisements ♂ *Mus* 4B × ♀ *Mus* 4A. L'agressivité entre les deux groupes étant très forte, nous avons abservé la mort du partenaire *Mus* 4B dans environ 70 % des cas. L'inverse ne s'est jamais produit. Après neuf mois de cohabitation, nous n'avons pour le moment abtenu aucune descendance.

Tout ceci nous laisse à penser que l'isolement reproducteur entre *Mus* 4A et *Mus* 4B est très fort, sinon total, et que les bases en sont probablement génétiques et comportementales, ce dernier facteur pouvant être prédominant. Il faut noter (voir Orsini et al. pages suivantes) que les *Mus* 4B possèdent un comportement très particulier: la construction de tumulus dont l'heritabilité est très forte.

Conclusion

Les interactions biosystématiques des quatre groupes sont résumées dans le tableau 3 qu'il est intéressant de comparer au dendrogramme des distances génétiques (fig. 1). On peut noter que degré de spéciation et degré de différentiation génétique ne vont pas forcément de pair puisque par exemple *Mus* 4A et *Mus* 4B très proches génétiquement sont déjà deux espèces tandis que *Mus* 1 et *Mus* 2, très éloignées génétiquement appartiennent encore à la même espèce.

Tableau 3

Résumé des interactions biosystématiques entre les quatre groupes de Souris d'Europe centrale et orientale

	Mus 1	*Mus* 2	*Mus* 4A
Mus 2	Parapatriques avec zone d'hybridation étroite		
Mus 4A	Sympatriques	Sympatriques par l'intermédiaire de *Mus* 1 (et directement dans une petite zone).	
Mus 4B	Sympatriques par l'intermédiaire de *Mus* 2	Sympatriques	Allopatriques (parapatriques dans une petite zone ?)

Résumé

Des souris provenant d'Autriche, Yougoslavie, Roumanie, Bulgarie, Grèce on été analysées par électrophorèse à 40 locus. Parmi les cinq groupes précédemment définis en Europe (*Mus* 1, 2, 3, 4A et 4B) seul *Mus* 3 est absent de cette région. *Mus* 1 et *Mus* 2 sont reliés par une zone d'hybridation étroite qui aboutit à la Mer Noire à travers la Bulgarie. Malgré l'absence d'isolement reproducteur entre *Mus* 1 et *Mus* 2 la distance génétique de ces deux groupes entre eux est du même ordre que leur distance génétique par rapport à *Mus* 4A, espèce sympatrique de *Mus* 1, et à *Mus* 4B, espèce sympatrique de *Mus* 2. Bien que la distance génétique entre *Mus* 4A et *Mus* 4B soit très faible, ces deux groupes se

comportent comme deux expèces qu'il est impossible d'hybrider expérimentalement en raison de leur agressivité mutuelle. Les autres hybridations inter-groupes peuvent être obtenues et révèlent des dysgénèses hybrides, notamment des stérilités mâles. La souris de tumulus est identifiée à *Mus* 4B.

Zusammenfassung

Der Artenkomplex der Gattung Mus in Mittel- und Ost-Europa. I. Genetik

Durch Elektrophorese wurden bei Hausmäusen aus Österreich, Jugoslawien, Rumänien, Bulgarien und Griechenland 40 Loci analysiert. Von den für Europa früher definierten fünf Gruppen (1, 2, 3, 4A und 4B) fehlt nur *Mus* 3. Zwischen den Gruppen 1 und 2 besteht eine schmale Hybridisierungszone, die durch Bulgarien bis zum Schwarzen Meer reicht. Obwohl die Hausmäuse der Gruppen 1 und 2 gegeneinander nicht reproduktiv isoliert sind, ist ihre genetische Distanz ähnlich groß wie die zu 4A, die mit Gruppe 1 sympatrisch ist, sowie 4B, die unvermischt neben Gruppe 2 vorkommt. Dagegen sind die Gruppen 4A und 4B genetisch recht ähnlich. Trotzdem sind es wahrscheinlich bereits verschiedene Arten, da Kreuzungen aufgrund ihrer hohen Aggressivität nicht gelangen. Andere Kreuzungsversuche zwischen den Gruppen waren zwar erfolgreich, ergaben aber Sterilität der Hybrid-Männchen. Die Hügel bauenden Hausmäuse werden mit der Gruppe 4B identifiziert.

Bibliographie

AUTEM, M.; BONHOMME, F. (1980): Eléments de Systématique Biochimique chez les Mugilidés de Méditerranée. Biochemical Systematics and Ecology **8**, 305–308.

BONHOMME, F.; BRITTON-DAVIDIAN, J.; THALER L.; TRIANTAPHYLLIDIS, C. (1978): Sur l'existence en Europe de quatre groupes de souris (genre *Mus* L.) du rang espèce et semi-espèce, démontré par la génétique biochimique. C. R. Acad. Sc. Paris **287**, Sér. D: 631–633.

FESTETICS, A. (1961): Ährenmaushügel in Österreich. Z. Säugetierkunde **26**, 1–14.

FOREJT, J.; IVANYI, P. (1975): Genetic studies on male sterility of hybrids between laboratory and wild mice (*Mus musculus* L.). Genet. Res. **24**, 189–206.

HARRIS, H.; HOPKINSON, D. A. (1972): Average heterozygosity per locus in man: an estimate based on the incidence of enzyme polymorphisms. Ann. Hum. Genet. London **36**, 9–20.

HUNT, W. G.; SELANDER, R. K. (1973): Biochemical genetics of hybridation in European house mice. Heredity **31**, 11–33.

PETENYI, S. J. (1882): *Mus spicilegus* Termeszetrajzi Füzetek Budapest Hongrie, 114 p.

SCHWARZ, E.; SCHWARZ, H. K. (1943): The wild and commensal stocks of the house mouse, *Mus musculus*. J. Mammalogy **24**, 59–72.

SELANDER, R. K.; HUNT, W. G.; YANG, S. Y. (1969): Protein polymorphism and genic heterozygosity in two European subspecies of the house mouse *(Mus musculus)*. Evolution **23**, 379–390.

SELANDER, R. K.; SMITH, M. H.; YANG, S. H.; JOHNSON, W. E.; GENTRY, J. B. (1971): Biochemical Polymorphism and Systematics in the Genus *Peromyscus*. Studies in Genetics. Univ. Texas Publ. **7103**, 49–90.

THALER, L.; BONHOMME, F.; BRITTON-DAVIDIAN, J.; HAMAR, M. (1981a): The House mouse complex of species: Sympatric occurrence of biochemical groups *Mus* 2 and *Mus* 4 in Rumania. Z. Säugetierkunde **46**, 169–173.

THALER, L.; BONHOMME, F.; BRITTON-DAVIDIAN, J. (1981b): Processes of speciation and semi-speciation in the house mouse. Symp. Zool. Soc. Lond. **47**, 27–41.

URSIN, E. (1952): Occurrence of voles, mice and rats *(Muridae)* in Denmark with a note on a zone of intergradation between two subspecies of the house mouse (*Mus musculus* L.) Vid. Medd. Danske Natuhist. Foren. **114**, 217–244.

Adresses des Auteurs: F. BONHOMME, J. CATALAN, PH. ORSINI et L. THALER, Institut des Sciences de l'Evolution, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, F-34060 Montpellier, France; S. GERASIMOV, Institut de Zoologie, Sofia, Bulgarie

Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe Centrale et Orientale

II. Critères d'identification, répartition et caractéristiques écologiques

Par Ph. Orsini, F. Bonhomme, J. Britton-Davidian, H. Croset, S. Gerasimov et L. Thaler

Reception du Ms. 12. 8. 1982

Abstract

The complex of species of genus Mus in Central and Oriental Europe. II. Criteria for identification, distribution and ecological characteristics

Four biochemical groups of Mice (genus *Mus*) are known to occur in Central and Oriental Europe. Their morphometric characteristics as well as the outline of their distribution and ecology are provided. *Mus musculus domesticus* and *Mus musculus musculus* are parapatric and occur each on either side of a line going from the Baltic Sea to the Black Sea. *M. m. domesticus* is mainly commensal whereas *M. m. musculus* is both commensal and feral.

Mus spicilegus "South" and *Mus spicilegus* "North" occur only as feral populations; the first is distributed South of the Balkans while the second occupies the great plains of Central and Oriental Europe; the latter is the only species to build earth-mounds (tumulus) and this behaviour is thought to be genetically determined.

Introduction

Quatre groupes biochimiques de Souris existent en Europe Centrale et Orientale. Les relations biosystématiques existant entre ces groupes sont données dans l'article précédent (Bonhomme et al.). Nous allons seulement rappeler la correspondance entre groupes biochimiques et la nomenclature linnéenne utilisée dans cet article. *Mus* 1: *Mus musculus domesticus*; *Mus* 2: *Mus musculus musculus*; *Mus* 4A: *Mus spicilegus* «sud»; *Mus* 4B: *Mus spicilegus* «nord».

Une grande confusion règne quant à la reconnaissance morphologique de ces différents groupes; ils ont été longtemps considérés comme des «sous-espèces sympatriques» (Schwarz et Schwarz 1943; Serafinski 1965); ces sous espèces étaient déterminées d'après la couleur du ventre et la longueur relative de la queue (Zimmermann 1949; Ursin 1952; Dynowski 1963; Serafinski 1965, 1968). Le but de cet article est de définir clairement la morphologie, les grands traints de la répartition et les principales caractéristiques écologiques de ces quatre groupes à la lumière des récents résultats de la génétique biochimique.

Matériel et méthode

L'origine géographique et le nombre d'animaux examinés sont donnés dans le tableau 1. Les mesures corporelles ont été prises au mm près, sur l'animal vivant. Les mesures dentaires et celles destinées à calculer le coefficient zygomatique ont été réalisées à l'aide d'une platine à mouvements croisés Leitz et d'un réticule porté sur une loupe binoculaire; elles sont données en centièmes de mm.

Tous les animaux examinés pour l'établissement des critères d'identification morphologiques ont été analysés par électrophorèse et leur groupe biochimique déterminé par cette technique. C'est seulement après avoir établi ces critères que nous avons examiné les collections du musée de Vienne et le matériel issu de pelotes de rapaces nocturnes. Nous avons volontairement omis de faire entrer la coloration dans la diagnose des différents groupes.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4802-0086 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 86–95

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Résultats

Morphométrie

Les quatre groupes biochimiques présents en Europe centrale et orientale peuvent être distingués par les caractères morphométriques suivants.

La longueur relative de la queue

Ce caractère permet de distinguer nettement *M. m. domesticus* à queue longue ($\frac{Q}{TC} = 0.93$) des autres espèces ou semi-espèces (tableau 1).

Les moyennes du rapport $\frac{Q}{TC}$ de *M. spicilegus* «nord» et *M. spicilegus* «sud» présentent une différence hautement significative (P > 99 %) (tableau 1).

Tableau 1

Caractéristiques biométriques de 6 populations de Souris appartenant aux quatre groupes biochimiques en Europe Central et Orientale

Populations étudiées		Grece et Bulgarie		nord Bulgarie		Burgenland (Autriche)	
		M. m. domesticus	*M. spicilegus* sud	*M. m. musculus*	*M. spicilegus* nord	*M. m. musculus*	*M. spicilegus* nord
$\frac{Q}{T+C}$	n	15	35	27	27	26	34
	M	0.93	0.67	0.72	0.72	0.79	0.74
	I.C.	±0.02	±0.05	±0.04	±0.06	±0.02	±0.02
C. Z.	n	17	45	30	9	33	24
	M	0.48	0.74	0.48	0.80	0.45	0.78
	I.C.	±0.03	±0.03	±0.04	±0.09	±0.04	±0.05
R. D. I.	n	16	26	22	8	14	10
	M	290	324	284	320	278	308
	I.C.	± 4.4	± 4.5	± 2.9	± 7.9	± 5.3	± 7.8

L'allure générale du crâne

M. m. domesticus possède un crâne anguleux et un profil de la plaque zygomatique rectiligne (Fig. 1A), cela l'oppose à l'ensemble des autres groupes au crâne arrondi et possédant une plaque zygomatique à profil curviligne (Fig. 1B, 1C, 1D). *M. m. musculus* se distingue très souvent par son arcade zygomatique très épaisse (Fig. 1B).

Les crânes de *M. spicilegus* «sud» et «nord» ont une allure générale assez semblable bien que *M. spicilegus* «sud» ait un crâne plus globuleux et une plaque zygomatique plus arrondie que *M. spicilegus* «nord» (Fig. 1C et 1D).

La présence d'un foramen sur la plaque zygomatique

Elle est fréquente chez tous les groupes sauf chez *M. spicilegus* «nord» chez qui nous ne l'avons jamais observée (sur 55 individus examinés).

Le coefficient zygomatique

C'est le rapport: largeur du ramus dorsal de la plaque zygomatique/largeur de l'arcade zygomatique (Fig. 4). Les deux semi-expèces *Mus m. domesticus* et *M. m. musculus* ont un coefficient zygomatique faible (de l'ordre de 0.48) et sont nettement distinguées de *Mus*

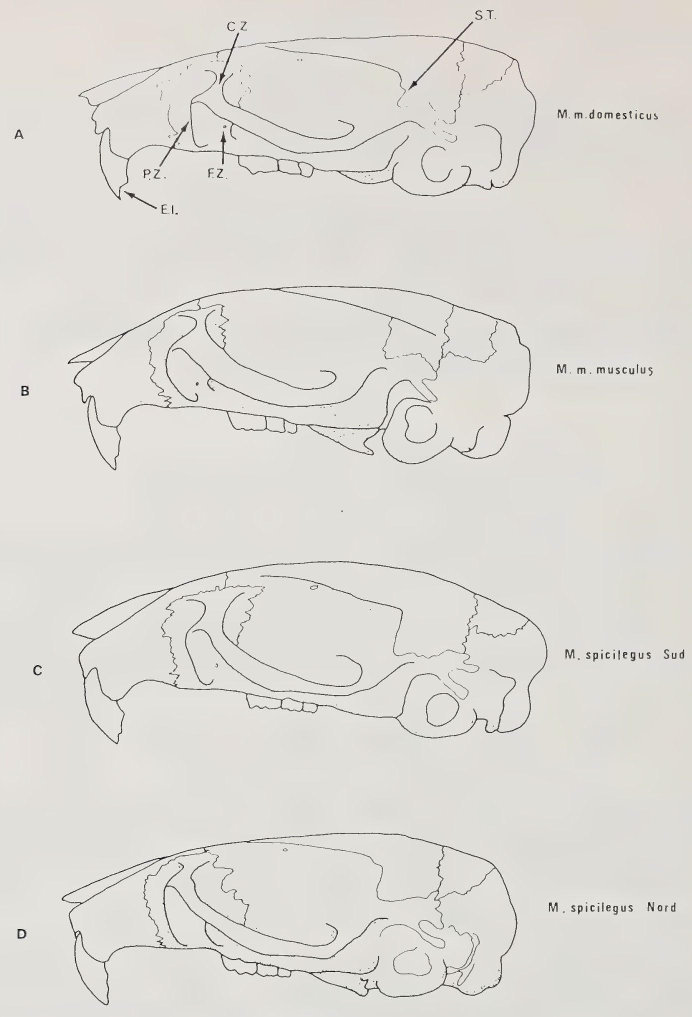


Fig. 1. Morphologie générale du crâne des Souris d'Europe Centrale et Orientale. P.Z.: plaque zygomatique; C.Z.: coefficient zygomatique; F.Z.: foramen de la plaque zygomatique; S.T.: suture entre le parietal et le squamosal; E.I.: échancrure des incisives supérieures

spicilegus «sud» et «nord» à coefficient zygomatique élevé (de l'ordre de 0.78). Ce caractère a déjà été utilisé pour distinguer *M. m. domesticus* de *Mus spretus* en Méditerranée occidentale (Darviche et Orsini 1982) il permet donc de distinguer l'espèce *Mus musculus* de toutes les autres espèces européennes.

La forme de la partie antérieure de la Ml inf.

M. m. domesticus possède le tubercule tE (notation de Michaux 1971) assez peu individualisé ce qui donne à la partie antérieure de cette dent un aspect trilobé (Fig. 2A). Chez les autres groupes ce tubercule est nettement plus prononcé et donne à la dent un aspect tétralobé (Fig. 2B, 2C, 2D).

M. m. musculus se distingue par la petite taille de sa $M_{\bar{1}}$ (Fig. 2B).

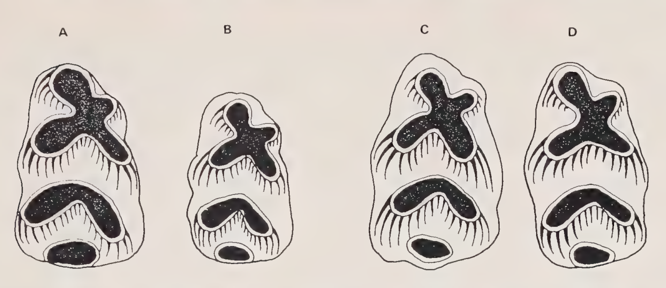


Fig. 2. Morphologie de la M1 inf. des Souris d'Europe Centrale et Orientale. A: *M. m. domesticus*; B: *M. m. musculus*; C: *M. spicilegus* Sud; D: *M. spicilegus* Nord

La forme de la Ml sup.

M. spicilegus «sud» et «nord» ont le tubercule tl faisant saillie du côté lingual (Fig. 3C et 3D) alors que chez *M. m. domesticus* et *M. m. musculus* ce tubercule est allongé le long du plan sagittal de la dent. (Fig. 3A et 3B). On observe parfois chez *M. m. musculus* la présence d'un tubercule accessoire ta sur le flanc antérieur du t2.

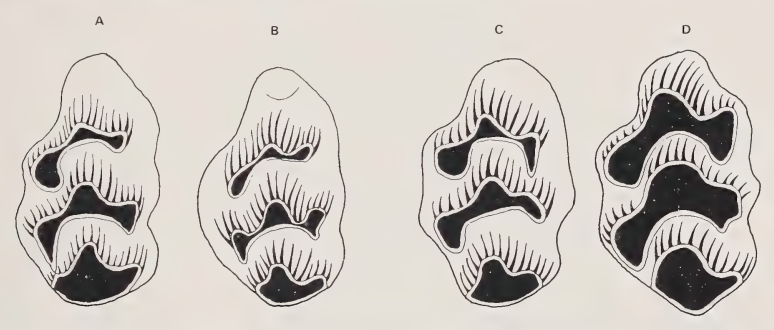


Fig. 3. Morphologie de la M1 sup. des Souris d'Europe Centrale et Orientale. A: *M. m. domesticus*; B: *M. m. musculus*; C: *M. spicilegus* Sud; D: *M. spicilegus* Nord

La longueur de la rangée dentaire inférieure (R.d.i.)

La différence des moyennes de la R.d.i. de *Mus musculus* et de *Mus spicilegus* «sud» et «nord» est hautement significative (P > 99 %) (tableau 1). Cette mesure ne permet pas cependant de différencier *Mus spicilegus* «nord» de *Mus spicilegus* «sud» ni *M. m. domesticus* de *M. m. musculus.* Les figures 1 à 4 et le tableau 1 montrent que das tous les cas de sympatrie nous pouvons séparer deux expèces sur des critères morphométriques. Le coefficient zygomatique et la longueur de la R.d.i. permettent toujours de séparer les espèces *Mus musculus* de *Mus spicilegus.* La reconnaissance des deux semi-espèces *M. m. domesticus* et *M. m. musculus* est fondée sur un assez grand nombre de caractères pour permettre une bonne détermination dans tous les cas. Par contre, la diagnose entre *M. spicilegus* «sud» et *M. spicilegus* «nord» est très difficile et nous n'avons pas retrouvé sur notre matériel de Grèce et de Bulgarie l'implantation verticale de la racine antérieure de la M^1 chez *Mus spicilegus* «sud» qui permet de caractériser ce groupe selon Marshall et Sage (1981). Il semble plutôt que ce critère soit lié à l'âge des individus (Orsini 1982). La forte ressemblance morphologique au sein des deux groupes de *Mus spicilegus* va donc de pair avec leur très faible distance génétique (article précédent) et (Sage 1981).

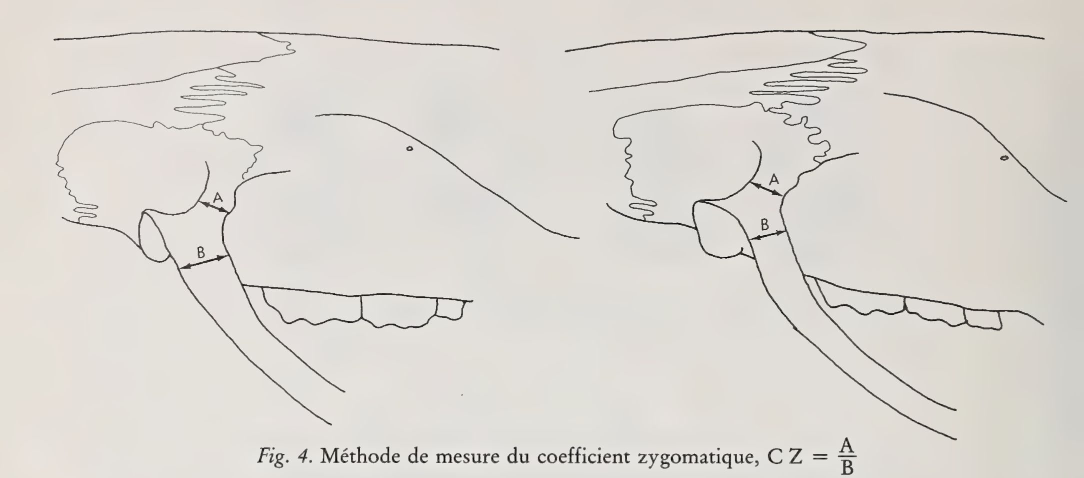


Fig. 4. Méthode de mesure du coefficient zygomatique, $CZ = \frac{A}{B}$

Répartition et caractéristiques écologiques

Mus musculus domesticus: est la Souris commensale de la côte yougoslave, la Grèce, la Turqui d'Europe et le sud de la Bulgarie; elle est présente dans les grandes îles de la méditerranée orientale (Crête et Chypre) et de la Mer Egée où elle mène alors, toute l'année, une vie sauvage (Fig. 5). Les formes *praetextus* et *brevirostris* qui ne présentent aucune différence morphologique ni biochimique avec *Mus musculus domesticus* doivent être considérées comme des morphes à ventre clair appartenant à cette semi-espèce.

Mus musculus musculus: est la Souris commensale de l'Europe centrale et septentrionale (Scandinavie, partie nord du Jutland, Allemagne, Autriche, centre de la Yougoslavie, Hongrie, Tchécoslovaquie, Pologne, moitié nord de la Bulgarie, Roumanie, Russie). Dans la partie orientale de son aire elle est séparée géographiquement de la semi-expèce *M. m. domesticus* par une série d'obstacles naturels: le Causace, la mer Noire, les Balkans, les Alpes Dinariques, le Karst, les Alpes Venitiennes et le Tyrol; ces obstacles ne sont probablement pas des barrières infranchissables pour une espèce commensale mais ont dû diminuer et, dans certains cas, empêcher les échanges possibles entre populations et par là le flux génique. La limite nord occidentale a longtemps été considérée comme le cours de l'Elbe (Zimmermann 1949) et la partie nord du Jutland (Ursin 1952). Des récents résultats d'électrophorèse nous montrent qu'elle est située beaucoup plus à l'Ouest (Fig. 5) et suit de très près la limite entre climat tempéré océanique et climat des marges semi-continentales (Jornaux et al. 1966) comme cela avait été appréhendé par Serafinski (1965) et Hunt et Selander (1973). Sur des critères morphologiques Serafinski (1965) signale *M. m. domesticus* en Pologne (dans le port de Szczecin) et Kamp-Hilt et Van Bree (1964) signalent *M. m. musculus* en Hollande.

Le climat continental plus chaud et plus sec en été permet à *M. m. musculus* de vivre une partie de l'année en extérieur; elle s'y reproduit et peut devenir localement le micromammifère le plus abondant (Ruprecht 1979); le commensalisme constitue cependant l'unique possibilité de passer l'hiver aussi bien au Danemark (Ursin 1952) qu'en Tchécoslovaquie (Zejda 1975) en Pologne (Serafinski 1965) et en Autriche.

Mus spicilegus «sud»: cette espèce est la souris sauvage de l'Europe du sud-est (sud de la Yougoslavie, Grèce, Turquie d'Europe, sud de la Bulgarie) on la trouve également en Iran (Darviche et al. 1979). Nous ne l'avons pas trouvée dans les pelotes de Chouette effraie de Crète et cela confirme les données d'Ondrias (1965); par contre, contrairement aux données de Spitzenberger (1978) elle est abondante à Chypre où elle vit en sympatrie avec *M. m. domesticus.* Tous les individus capturés jusqu'à ce jour menaient une vie sauvage à

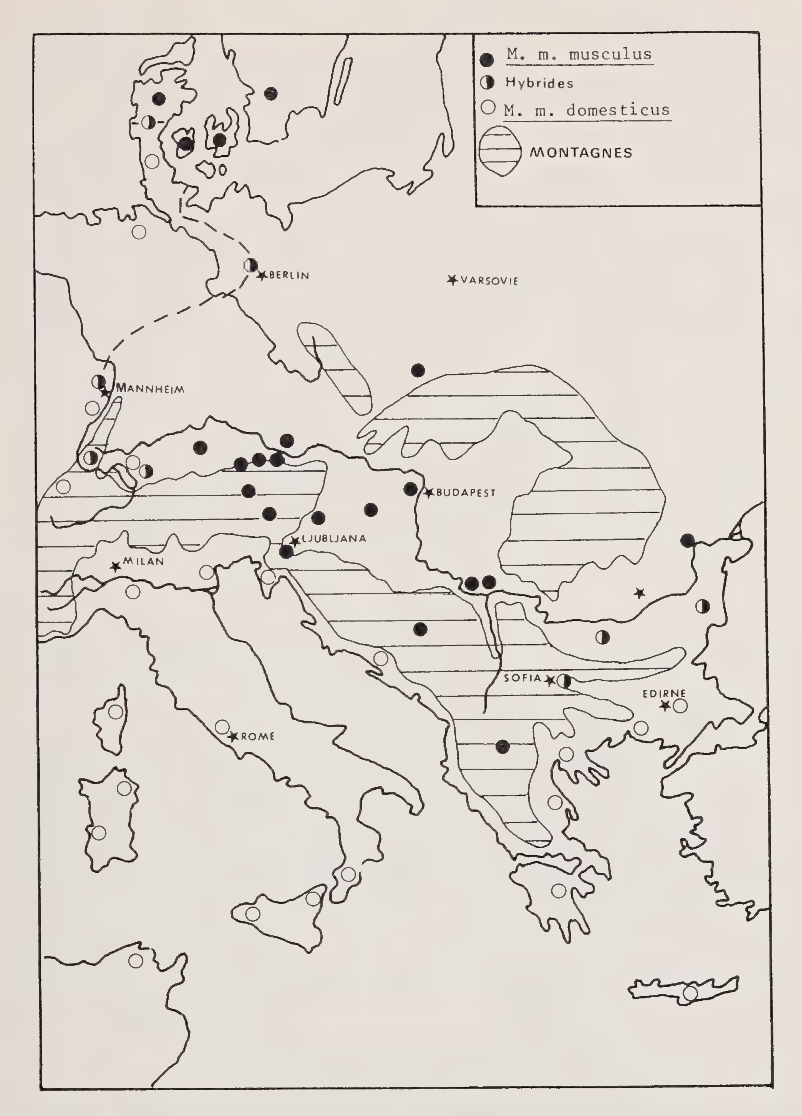


Fig. 5. Répartition des deux semi-espèces *Mus m. domesticus* et *Mus m. musculus* dans le Centre et l'Est de l'Europe

l'écart des habitations. Elle est particulièrement abondante dans les biotopes arides du Péloponèse (31 % du régime de la Chouette effraie à Tripolis) où les grands traits de son écologie doivent être assez semblables à ceux de *Mus spretus* en Europe du sud-ouest. Cette espèce creuse des terriers plus complexes que ceux de *Mus musculus* mais on n'y trouve aucune réserve alimentaire (Kochija 1960 in Sage 1981).

Mus spicilegus «nord»: la répartition se calque parfaitement sur celle des plaines et des steppes d'Europe centrale et orientale (Ukraine, Crimée, Vojvodine, Banat, plaine Hongroise et extrémité nord-est du Burgenland). La limite septentrionale serait la frontière nord de l'Ukraine (Tapikova 1947 in Festetics 1961; Zimmermann 1949), sa limite orientale reste à définir (Fig. 6). Cette espèce se différencie de toutes les autres par la

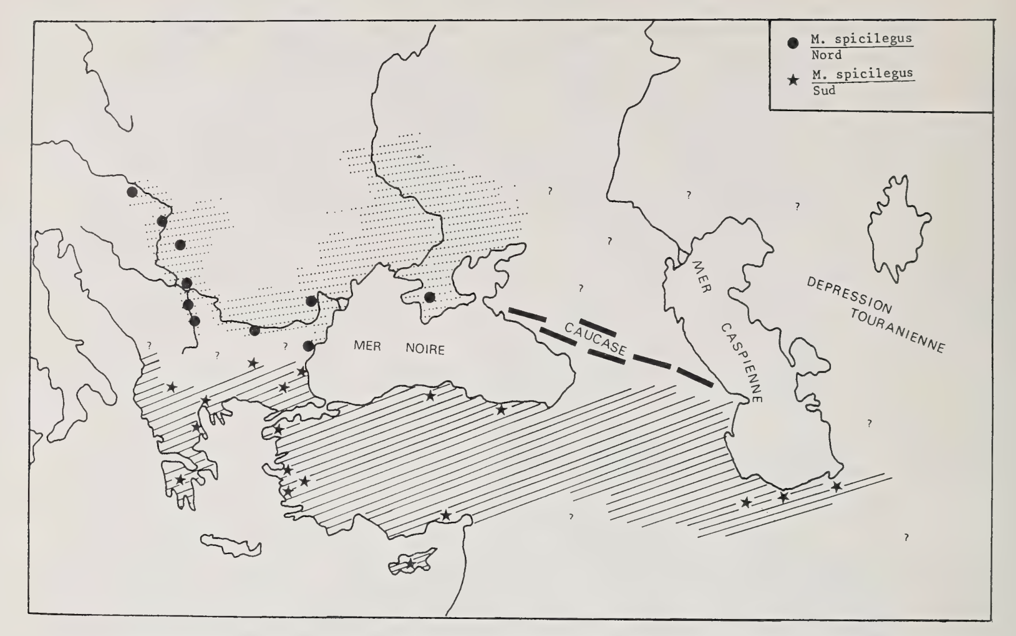


Fig. 6. Répartition des formes Sud et Nord de *Mus spicilegus* en Europe de l'Est et au Moyen Orient

constitution d'abondantes réserves à l'automne (principalement graines et inflorescenses de Graminées et de Chénopodiacées et capitules de Composées).

Ces réserves sont disposées en tas, à même, le sol, puis recouvertes de terre; la terre est tantôt recueillie à la surface du sol, tantôt sortie du fond des galeries. Si de nouvelles réserves sont récoltées, elles sont accumulées sur le flanc du tas de terre initial puis recouvertes. L'allure générale du tumulus ainsi formé est assez semblable à celle décrite par Naumov (1940), Hamar (1960) et Festetics (1961) mais les réserves récoltées aux

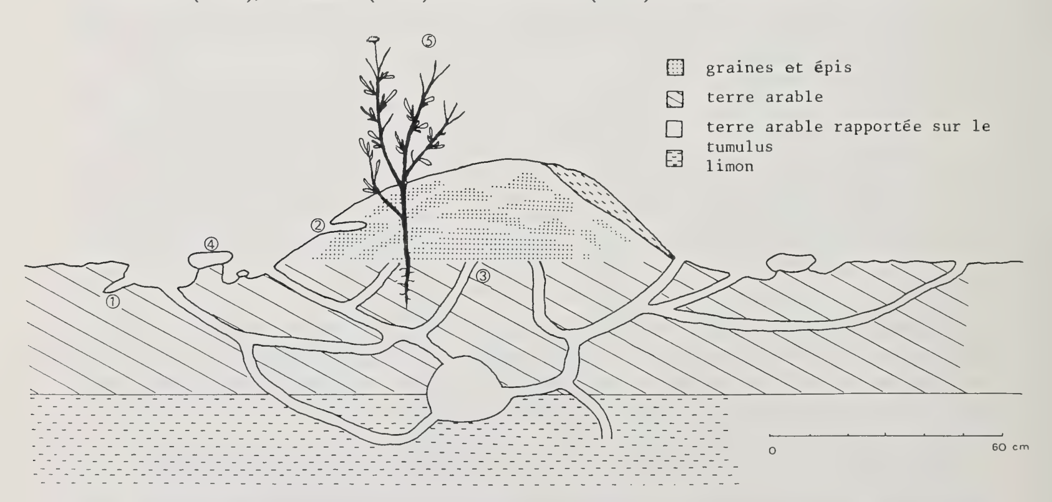


Fig. 7. Coupe schématique d'un tumulus montrant les modalités de l'amassement et du recouvrement de la nourriture. 1: galerie aveugle ayant servi à extraire de la terre; 2: galerie extérieure d'accès aux réserves alimentaires; 3: galerie intérieure d'accès aux réserves alimentaires; 4: galet déchaussé montrant l'ancien niveau du sol; 5: plante dont les inflorescences ont été sectionnées

différentes périodes sont séparées par des couches de terre (Fig. 7). L'important réseau de galeries et surtout les cheminements aménagés en surface à travers la strate herbacée rappellent d'avantage ceux d'un *Microtus* que ceux d'un *Mus*. Le seul tumulus dont nous avons pu évaluer la population avec précision était constitué d'un couple d'adulte et de leurs deux dernières portées (12 individus en tout); il était situé à 22 mètres d'un autre tumulus contenant au moins 9 individus immatures.

Enfin, six individus de cette espèce (3 ♂ et 3 ♀) nés au laboratoire en Février 1980 et lâchés dans un enclos grillagé de 25 m^2 situé à Montpellier ont bâti trois tumulus entre Septembre et Novembre et ont constitué une partie de leurs réserves à partir d'épis de blé sectionnés à leur base. La récolte des épis et la constitution de tumulus en tous points semblables à ceux observés dans la nature démontre que ces comportements sont soumis à un fort déterminisme génétique. En effet, aucun des autres groupes, installé dans les mêmes conditions, n'a réalisé de telles constructions: leurs terriers étant de structure très simple (1 à 3 entrées, 20 cm de profondeur et 60 cm de long).

Conclusion générale

Cette étude confirme pleinement qu'en Europe Centrale et Orientale le genre *Mus* est représenté par quatre groupes qui se distinguent parfaitement à l'aide de marqueurs électrophorétiques. *Mus m. domesticus* et *Mus m. musculus* sont réunis par une zone d'hybridation étroite qui n'avait encore été constatée qu'au Danemark (Selander et al. 1969; Hunt et Selander 1973). Cette zone traverse le continent européen et aboutit à la Mer Noire. L'absence d'isolement reproducteur entre *Mus m. domesticus* et *Mus m. musculus* sur toute cette étendue justifie leur maintien dans une seule espèce, *Mus musculus*. Mais l'étroitesse de la zone d'hybridation indique que des facteurs sélectifs parviennent à limiter l'introgression entre *Mus m. domesticus* et *Mus m. musculus* ce qui conduit à les considérer comme des semi-espèces.

La question de l'identité de la souris des tumulus et de ses relations systématiques avec les autres souris est tranchée. C'est *Mus spicilegus* «nord» qui construit les tumulus et ce groupe ne se rencontre pas en dehors des zones à tumulus. Dans les zones à tumulus, mais également en dehors, on trouve *Mus m. musculus*, souris assez strictement commensale en hiver et abondante dans les champs en été. *Mus spicilegus* «nord» et *Mus m. musculus* ne s'hybrident pas dans la nature. *Mus spicilegus* «nord» doit donc être considérée comme une espèce sympatrique de *Mus m. musculus* et, par extension, sympatrique de l'ensemble de l'espèce *Mus musculus*.

Mus spicilegus «nord» et *Mus spicilegus* «sud» sont apparemment allopatriques et leur interaction dans la nature n'a donc pas été observée. Un contact possible entre les deux groupes est à rechercher le long de la côte bulgare. Mais de toute façon la distance géographique apparente entre les deux groupes dans cette région est si faible que l'absence d'introgression doit être considérée comme signifiant que les souris migrant d'un groupe vers l'autre restent reproductivement isolées. Cette hypothèse, renforcée par l'observation des comportements au laboratoire, conduit à faire de *Mus spicilegus* «nord» et *Mus spicilegus* «sud» deux espèces allopatriques (ou faiblement parapatriques). Ces deux espèces paraîssant s'exclure mutuellement des aires géographiques qu'elles occupent, manifestement une sorte de phénomène de vicariance et peuvent en tous cas être rassemblées dans une même super-espèce.

Les relations entre *Mus spicilegus* «sud» et *Mus m. domesticus* sont claires. Il s'agit de deux espèces sympatriques et parfois syntopiques puisque *Mus m. domesticus*, souris principalement commensale, occupe certains milieux naturels dans la région méditerranéenne. Il en va probablement de même des relations entre *Mus spicilegus* «sud» et *Mus m. musculus* dans la zone géographique restreinte où elles coexistent.

L'ensemble de ces résultats permet d'écarter définitivement une idée assez répandue (voir par exemple SERAFINSKI) selon laquelle les groupes *Mus m. domesticus* et *Mus m. musculus* seraient des écotypes commensaux d'une espèce dont la souris des tumulus (que nous savons appartenir au groupe *Mus spicilegus* «nord») serait l'écotype sauvage. Selon cette hypothèse, des populations sauvages intermédiaires entre souris commensales et souris des tumulus existeraient actuellement en Europe Centrale. Ces prétendues populations intermédiaires n'existent pas, mais ce qui a pu en donner l'illusion c'est que dans des champs, principalement en été, on peut trouver selon les régions soit des peuplements purs de *Mus m. musculus* soit des peuplements mixtes des *Mus m. musculus* et de *Mus spicilegus* «nord».

Résumé

Quatre groupes biochimiques de Souris (genre *Mus*) ont été mis en évidence par électrophorèse en Europe centrale et orientale. Les auteurs donnent les principaux caractères morphométriques permettant de les reconnaître et dressent les grands traits de leur répartition et de leur écologie. *Mus musculus domesticus* et *Mus musculus musculus* sont parapatriques et se partagent l'Europe selon une ligne allant de la mer Baltique à la mer Noire; *Mus musculus domesticus* est essentiellement commensal alors que *Mus musculus musculus*, bien que commensal, peut vivre une partie de l'année dans les champs. *Mus spicilegus* «sud» est présent au sud des Balkans entre la mer Noire et l'Albanie et n'est trouvé qu'a l'état sauvage. *Mus spicilegus* «nord» occupe les grandes plaines d'Europe centrale et orientale où il n'est trouvé qu'à l'état sauvage; c'est la seule espèce à édifier des tumulus et ce comportement est soumis à un fort déterminisme génétique.

Zusammenfassung

Der Artenkomplex der Gattung Mus in Mittel- und Ost-Europa. II. Kriterien zur Identifikation, Verbreitung und ökologische Kennzeichen

Bei Hausmäusen *(Mus)* aus Mittel- und Osteuropa lassen sich mit Hilfe der Elektrophorese vier biochemisch unterschiedliche Gruppen abgrenzen: 1, 2, 4A und 4B. Die morphologischen Unterschiede zwischen diesen Gruppen werden in der vorliegenden Arbeit behandelt, ebenso in großen Zügen Verbreitung und Ökologie dieser Formen. Sie entsprechen früher beschriebenen Unterarten wie folgt: 1 *Mus musculus domesticus*, 2 *M. m. musculus*, 4 *M. m. spicilegus*. 4A und 4B werden hier als *M. spicilegus* „Süd" und *M. spicilegus* „Nord" unterschieden. Sie bilden vermutlich zwei auch von *Mus musculus* gesonderte Arten.

Mus musculus und *M. m. domesticus* schließen sich geographisch weitgehend aus und bilden an der gemeinsamen Grenze eine schmale Hybridisierungszone, die von der Ostsee zum Schwarzen Meer verläuft. *M. m. domesticus* lebt im wesentlichen in Häusern, *M. m. musculus* kann auch einen Teil des Jahres im Freiland verbringen. *M. spicilegus* kommt ausschließlich im Freiland vor.

M. spicilegus „Süd" ist auf der südlichen Balkanhalbinsel zwischen Albanien und dem Schwarzen Meer zu Hause. *M. spicilegus* „Nord" besiedelt die großen Ebenen Zentral- und Osteuropas. Als einzige europäische Form von *Mus* baut sie – offensichtlich genetisch fixiert – Vorratshügel.

Bibliographie

DARVICHE, D.; BENMEHDI, F.; BRITTON-DAVIDIAN, J. (1979): Données préliminaires sur la systématique biochimique des genres *Mus* et *Apodemus* en Iran. Mammalia **43**, 427–430.

DARVICHE, D.; ORSINI, PH. (1982): Critèree de différenciation morphologique et biométrie de deux espèces de Souris sympatriques: *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus*. Mammalia (sous presse).

DYNOWSKI, J. (1963): Morphological variability in the Bialowieza population of *Mus musculus* Linnaeus, 1758. Acta Theriologica **7**, **5**, 51–67.

FESTETICS, A. (1961): Ährenmaushügel in Österreich. Z. Säugetierkunde **26**, 1–14.

HAMAR, M. (1969): A propos de la systématique et de l'écologie de la Souris des tumulus (*Mus musculus spicilegus* Petenyi, 1882) en Roumanie. Rev. Biol. Bucarest **5**, 207–219 (en russe).

HUNT, W. G.; SELANDER, R. K. (1973): Biochemical genetics of hybridisation in European house mice. Heredity **31**, 11–33.

JOURNAUX, A.; DEFFONTAINES, P.; DELAMARRE, M. J. B. (1966): Géographie générale Encyclopédie de la Pleiade. 1883 p.

KOCHIJA, S. S. (1960): Biology of the steppe mouse (*Mus musculus tataricus* Sat.) in the conditions of Kachetia. Tr. Inst. Zool. Akad. Nauk Gruz, SSR. **17**, 131–149.

MARSHALL, J. T.; SAGE, R. D. (1981): Taxonomy of the House Mouse. Symp. Zool. Soc. Lond. **47**, 15–25.

Michaux, J. (1971): Muridae Néogènes d'Europe Sud-Occidentale. Paléobiologie continentale. Montpellier, vol. **II**, 1, 71 p.
Naumov, N. P. (1940): The ecology of the hillock mouse *Mus musculus hortulanus* Nordm. Transactions of the A. N. Severtsov Institute of Evolutionary morphology **3**, 33–77.
Ondrias, J. C. (1965): The taxonomy and geographical distribution of the Rodents of Greece. Säugetierkunde Mitt. **14**, 1–136.
Orsini, Ph. (1982): Facteurs régissant la répartition des Souris en Europe: intérêt du modèle Souris pour une approche des processus évolutifs. Doct. 3° Cycle Montpellier, 134 p.
Ruprecht, A. L. (1979): Food of the Barn owl; *Tyto alba guttata* from Kujawy. Acta ornithologica **19**, 493–510.
Sage, R. D. (1981): Wild mice. In : The Mouse in Biomedical Research. Ed by Foster, L.; Small, D. and Fox, G. Academic press p. 40 à 90.
Schwarz, E.; Sschwarz, H. K. (1943): The wild and commensal stocks of the house mouse, *Mus musculus*. J. Mammalogy **24**, 59–72.
Serafinski, W. (1965): The subspecific differenciation of the european house mouse (*Mus musculus* L.) in the light of their ecology and morphology. Ekologia polska (serie A) **13**, 305–347.
Serafinski, W. (1968): Ecological structure of the species in Mammals. Ekologia polska (A) **32**, 637–654.
Spitzenberger, F. (1978): Die Säugetierfauna Zyperns. Teil I: Insectivora und Rodentia. Ann. Naturhistor. Mus. Wien **81**, 401–441.
Ursin, E. (1952): Occurrence of voles, mice and rats (Muridae) in Denmark with a note on a zone of intergradation between two subspecies of the house mouse (*Mus musculus* L.). Vid. Medd. Danske Naturhist. Foren. **114**, 217–244.
Zimmermann, K. (1949): Zur Kenntnis der Mitteleuropäischen Hausmäuse. Zool. Jb. (Abt. Syst.) **78**, 301–322.

Adresses des Auteurs: Ph. Orsini, F. Bonhomme, J. Britton-Davidian, H. Croset et L. Thaler: Institut des Sciences de l'Evolution, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, F-34060 Montpellier, France; S. Gerasimov: Institut de Zoologie, Sofia, Bulgarie

Age-dependence of the auditory threshold-difference between albino and pigmented Guinea pigs *(Cavia porcellus)*[1]

By N. Dum

Zoologisches und Vergleichend-Anatomisches Institut der Universität Bonn and Universitätsklinik und Poliklinik für HNO-Krankheiten, Bonn-Venusberg

Receipt of Ms. 25. 10. 1982

Abstract

Determined were the auditory thresholds of albino and pigmented guinea pigs in five age-groups between birth and an age of 54 months. Both albino and pigmented animals exhibited an elevation of thresholds with age. No differences in sensitivity could be found between two groups within the first weeks of life. But with advancing age pigmented guinea pigs showed increasingly higher thresholds than albinos.

Introduction

Previous studies have shown contradictory results about auditory threshold differences between albino and pigmented guinea pigs. Whereas Nuttall (1974) found that both groups did not differ, a behavioral study yielded a smaller sensitivity of pigmented guinea

[1] With the support of the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4802-0095 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 95–99

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

pigs (Crifo 1973). Moreover, an investigation of young adult and old animals has given evidence that, besides higher thresholds in both age-groups, pigmented guinea pigs sustain a greater loss of auditory sensitivity correlated with age (Dum et al. 1980). To clarify, in how far the differences between the two groups could be dependent upon age, guinea pigs of three further age-classes were examined. The present report combines the data of this investigation and the above mentioned results of Dum et al. (1980).

Materials and methods

The thresholds were determined by recording auditory brainstem responses or the compound action potential of the auditory nerve at the round window. The investigation included guinea pigs of five age-groups between birth (recordings within 24 h after birth) and an age of 54 months. The Table summarizes the number of animals studied and the method used in the different age-classes.

Table

Number of animals studied in the different age-groups

BSR: Auditory brainstem responses; CAP: Compound action potential of the auditory nerve

	Age (months)				
	0[1]–1	3	6	42	54
Pigmented guinea pigs	7	10	9	11	10
Albino guinea pigs	3	5	3	5	6
Method	BSR	CAP	BSR	BSR	CAP

[1] Recordings within 24 h after birth.

The acoustic stimuli consisted of pure tones of trapezoidal envelope 10 ms in overall duration with rise and fall times of 2 ms each. The stimuli were presented at frequencies between 500 Hz and 24 kHz (compound action potential) and from 500 Hz to 15 kHz (brainstem responses). A detailed description of the recording methods, the apparatus for analysis and the stimulus presentation has been published elsewhere (Dum 1982; Dum et al. 1980, 1982).

The results of both ears of each animal were evaluated. The older animals were obtained from an experimental animal breeding (B. Buchner, D-8221 Kienberg; albinos: Purbright white; pigmented guinea pigs: short-haired, multicoloured animals). The newborn guinea pigs were litters of our own breeding stock, which descended from offsprings of the above mentioned breeding.

Results

The first striking demarcation between the two groups was the occurrence of deafness in old pigmented guinea pigs. (Deafness was defined as the absence of response at the maximal sound intensity of 100 dB SPL.) From 6 of 22 stimulated ears of the 42 months old pigmented animals no responses could be recorded. In the guinea pigs aged 54 months 5 of 20 ears showed no response. Furthermore, many of the old pigmented animals exhibited a restriction in the frequency extent of the response range. In the 54 months old group from 50 to 80 % of the stimulated ears no compound action potential could be recorded at frequencies below 4 kHz and above 16 kHz.

One of the old pigmented guinea pigs showed thresholds which were 30 dB below the mean values of the nine remaining animals aged 54 months. This animal was hardly pigmented and had red eyes like albino guinea pigs. The data of this animal were not included in the calculation of the threshold differences.

At birth the lowest absolute thresholds were measured. The greatest sensitivity was found at 8 kHz with a mean threshold of 5 dB SPL. Towards lower and higher frequencies

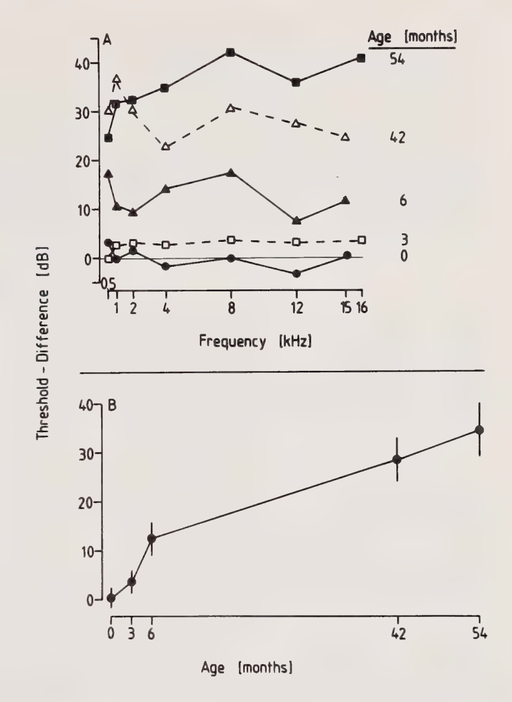


Fig. 1. Age-dependence of the auditory threshold difference between albino and pigmented guinea pigs. A: The thresholds of the pigmented guinea pigs of the different age-groups in relation to the thresholds of the albino guinea pigs of the corresponding age in the frequency range between 500 Hz and 15 kHz, respectively 16 kHz. B: The thresholds of the pigmented guinea pigs in relation to those of the albino guinea pigs plotted against age. Values are means ± s. d. of the threshold differences at the frequencies specified in part A. The data at an age of 6 and 42 months are based on results of DUM et al. (1980)

the sensitivity declined to an average excitation level of 23 dB SPL at 500 Hz and 21 dB SPL at 15 kHz. Because of the few data at frequencies above 16 kHz in old pigmented guinea pigs, the differences in sensitivity were only evaluated in the range up to 16 kHz. Fig. 1A shows the difference of the threshold values between albino and pigmented guinea pigs of the corresponding age. At birth no distinction between the two groups can be seen. This could also be found at an age of four weeks. But with advancing age, pigmented animals exhibited increasingly higher thresholds than albino guinea pigs. This is still more striking when the means of the threshold differences of the frequencies studied are plotted against age (Fig. 1B).

These threshold differences in older animals are an expression of a greater age-dependent loss of auditory sensitivity in pigmented guinea pigs. While albinos aged 42 months showed an average threshold elevation of 16.9 dB, and 21.4 dB at an age of 54 months, the corresponding values in pigmented guinea pigs amounted to 33.3 dB and 47.7 dB, respectively.

A further demarcation between the two groups could be found during the microscopic

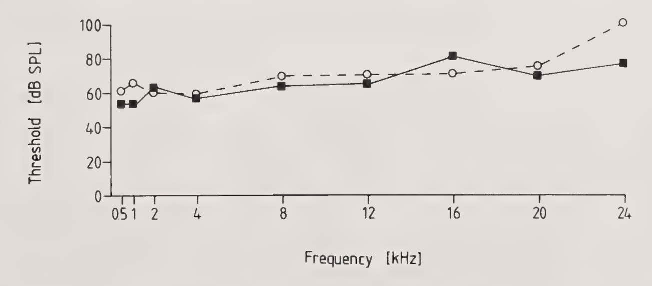


Fig. 2. Thresholds of the compound action potential in old pigmented guinea pigs with (○--○; n = 4) and without (■—■; n = 9) pathological changes of the middle ear

examination of the middle ears before the recording of the compound action potential. Seven of 20 ears of the 54 months old pigmented animals showed osteitis of the bulla tympanica and/or middle ear effusions. No correlation between these damages and the deafness or the restriction in the frequency extent of the response range described above could be ascertained. Only three of the five deaf ears showed damages, and the absence of response at a particular frequency was observed in the same quantity in ears with and without pathologies. Moreover, the thresholds of ears with and without changes were approximately the same (Fig. 2).

Discussion

Until now there have been apparent contradictory results about a different hearing ability of albino and pigmented guinea pigs. Whereas behavioral experiments (Crifo 1973) and the recording of auditory brainstem responses (Dum et al. 1980) showed lower thresholds of albinos, Nuttall (1974) found no differences between the two groups with respect to microphonic potentials. Considering the age of the animals, these results agree on ground of the data obtained in the present study. Crifo (1973) examined guinea pigs with an age up to two years, the weight of the animals investigated by Nuttall (1974) points to an age of four to six weeks.

The present study showed no threshold differences between albino and pigmented guinea pigs in the first four weeks after birth. That is consistent with the results of Nuttall (1974). With advanced age, however, albino guinea pigs – in agreement with the data of Crifo (1973) – exhibited lower thresholds than pigmented animals. The increasing threshold difference express a greater loss of hearing in pigmented guinea pigs of advanced age.

These findings are supported by the occurrence of deafness and the restriction in the frequency extent of the response range in old pigmented guinea pigs. A similar loss of hearing ability could neither be found in any of the old albinos studied in the present investigation, nor in an examination of twenty further albino guinea pigs aged 3½ years, in which age-related changes of evoked potentials from the inferior colliculus and auditory cortex were analyzed (Dum 1982).

Besides the differences in sensitivity, old pigmented animals often showed pathological changes of the middle ear, whereas these damages did not occur in old albinos. Yet, the threshold differences of the two groups cannot be explained by a reduced sound conduction caused by these pathologies, since the thresholds of ears with and without damages did not differ in pigmented animals. Moreover, the absence of the compound action potential at a particular frequency could be observed in the same quantity in ears with and without pathological changes. The results rather point to a stronger effect of aging upon the sensory and neural level of the auditory pathway in pigmented guinea pigs.

The effect of albinism upon the auditory function has also been studied in the laboratory mouse (Henry and Haythorn 1975). But in this investigation only mice up to an age of 21 days were included. At that age no threshold differences between albino and pigmented mice could be found.

The difference between albino and pigmented guinea pigs could be caused by a pleiotropic gene action, by which the gene responsible for albinism also effects a different damage of the middle and inner ear with advancing age. In this context it is interesting to notice a distinct loss of sensitivity in pigmented guinea pigs within the first two years of life (Dum 1982). A comparable early threshold elevation has also been found in mice with a genetic hearing defect (Henry and Chole 1980). The low thresholds of one old pigmented guinea pig, that was hardly pigmented and had red eyes like an albino, indicate, that the difference between the two groups must not be directly combined with the albinism. Either one or several of the four allels of the gene responsible for albinism in guinea pigs (UFAW

1976) could cause the difference of the hearing ability. Cross-breedings of albino and pigmented guinea pigs and their offsprings may make a valuable contribution to clarify this question.

Acknowledgement

I am grateful to Prof. Dr. U. Schmidt for his discussions during the preparation of the manuscript.

Zusammenfassung

Altersabhängigkeit der Hörschwellenunterschiede zwischen Albino- und pigmentierten Meerschweinchen

Die Schwellen akustisch evozierter Potentiale von Albino- und pigmentierten Meerschweinchen wurden in fünf Altersgruppen von der Geburt bis zu einem Alter von 54 Monaten ermittelt. Sowohl Albinos als auch pigmentierte Versuchstiere zeigten eine Schwellenerhöhung im Alter. Innerhalb der ersten Lebenswochen fanden sich keine Unterschiede zwischen den beiden Gruppen. Mit zunehmendem Alter jedoch wiesen pigmentierte Meerschweinchen verstärkt höhere Schwellen als Albinos auf.

References

Crifo, (1973): Shiver-audiometry in the conditioned guinea pig (Simplified Anderson-Wedenberg test). Acta Otolaryngol. **75**, 38–44.

Dum, N. (1982): Elektrophysiologische Untersuchungen zum Einfluß des Alterns auf das periphere und zentrale Hörbahnsystem beim Meerschweinchen *(Cavia porcellus)*. Diss. Univers. Bonn.

Dum, N.; Schmidt, U.; Wedel, H. von (1980): Age-dependence of the neural auditory thresholds of albino and pigmented guinea pigs. Arch. Otorhinolaryngol. **229**, 191–199.

Dum, N.: Schmidt, U.; Wedel, H. von (1982): Frequency-dependence of early auditory evoked responses in the guinea pig. Arch. Otorhinolaryngol. **236**, 59–66.

Henry, K. R.; Chole, R. A. (1980): Genotypic differences in behavioral, physiological and anatomical expressions of age-related hearing loss in the laboratory mouse. Audiology **19**, 369–383.

Henry, K. R.; Haythorn, M. M. (1975): Albinism and auditory function in the laboratory mouse. I. Effects of single-gene substitutions on auditory physiology, audiogenic seizures, and developmental processes. Behav. Genet. **5**, 137–149.

Nuttall, A. L. (1974): Comparison of cochlear microphonic potentials from albino and pigmented guinea pigs. Acta Otolaryngol. **78**, 187–191.

UFAW (1976): The UFAW handbook on the care and management of laboratory animals. Edinburgh, London, New York: Churchill Livingstone.

Author's address: Dr. Norbert Dum, Universitätsklinik und Poliklinik für HNO-Krankheiten, Sigmund-Freud-Straße 25, D-5300 Bonn-Venusberg, FRG

Soziale Beziehungen, räumliche Organisation und Verteilung agonistischer Interaktionen in einer Gruppe von Hausmeerschweinchen (*Cavia aperea* f. porcellus)

Von N. Sachser

Lehrstuhl für Verhaltensphysiologie, Fakultät für Biologie, Universität Bielefeld

Eingang d. Ms. 8. 8. 1982

Abstract

Social relations, spatial organization and distribution of agonistic encounters in a group of Guinea pigs (Cavia aperea f. porcellus)

Studied were social and spatial relations and the distribution of agonistic encounters in a group of guinea pigs (12 males, 12 females) to elucidate the dynamics and functions of the social organization. Agonistic and courtship behaviour for 15 months, spatial distributions for 9 months were recorded regularly. Long-lasting attachments between males and females were found. Most animals showed spatial preferences. The strongest males lived together with "their" females in non-overlapping, territorial areas; less stronger males wandered about with "their" females, or were next to "their" females only near estrous. The lowest ranking males neither showed spatial nor sexual preferences. Males were stronger next to "their" females, inside their "territories" and near the estrous of one of their females. Most agonistic encounters were found between the strongest males and those males showing sexual interest in the strongest males' females, or staying nearest to these females. Escalated fights were most frequent between the strongest males.

The results indicate that the spatial organization is influenced by the bond-like attachments between males and females and by the dominance relations between the males. The social organization provides the animals with an orientation, reduces escalated fighting and ensures the strongest males reproductive success.

Einleitung

Über das Sozialverhalten von Hausmeerschweinchen (*Cavia aperea* f. porcellus) liegt eine größere Anzahl von Untersuchungen vor (King 1956; Kunkel und Kunkel 1964; Rood 1972; Coulon 1975, 1975; Berryman 1977, 1978; Pettijohn 1979). Ungeklärt sind jedoch noch die Zusammenhänge zwischen der räumlichen Organisation und den sozialen Beziehungen. Eine für die hier angesprochene Fragestellung besonders relevante Arbeit wurde von Jacobs (1976) durchgeführt. Er fand, daß bestimmte Männchen wesentlich mehr Sexualverhalten gegen ein bestimmtes Weibchen während deren Tragzeit richteten als andere Männchen. Diese Beziehung von Männchen zu Weibchen (male-female association) betrachtete er als die Grundeinheit der Sozialstruktur bei Hausmeerschweinchen. Sachser und Hendrichs (1982) beschrieben, daß ein bis fünf Männchen ihr Sexualverhalten gegen dasselbe Weibchen richten konnten. Jeweils das ranghöchste dieser Männchen wurde als „Besitzer“ bezeichnet. „Besitz“ bestimmter Weibchen war ein langfristiges Phänomen, im beobachteten Fall von bis zu 27 Monaten. Männchen konnten Besitzer von ein bis sechs Weibchen sein.

King (1956) gab Beispiele ortsabhängiger Dominanz bei Meerschweinchenmännchen. Fuchs (1980) fand Ortspräferenzen für die Mehrzahl der von ihm beobachteten Tiere. Eine Untersuchung, die die sozialen Beziehungen bei Hausmeerschweinchen und deren räumliche Organisation berücksichtigt, existiert nicht.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4802-0100 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 100–109

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

In der vorliegenden Arbeit wurden die Beziehungen von 24 Hausmeerschweinchen (12 Männchen, 12 Weibchen) zueinander, ihre räumliche Verteilung, die Dominanzverhältnisse unter den Männchen sowie das Auftreten agonistischer Interaktionen untersucht. Besonders beachtet wurden die Zusammenhänge zwischen den sozialen und den räumlichen Komponenten der Organisation.

Material und Methode

Acht adulte Tiere (vier Männchen, vier Weibchen) wurden in eine quadratische Klimakammer von 7,84 m^2 Grundfläche und 2,20 m Höhe eingesetzt. In dem Raum befanden sich zwei Hütten, eine Holzkiste, zwei Futternäpfe sowie eine Trinkschale (Abb. 2). Der Boden war mit Streu ausgelegt. Gefüttert wurde ad libitum mit kommerziellem Kraftfutter und Wasser. Äpfel, Möhren und Heu wurden zusätzlich gleichmäßig im Raum verteilt. Die Temperatur betrug 20 °C, die Luftfeuchtigkeit 70 %, die Licht- und Dunkelphase je 12 h. Als sechs Monate nach Versuchsbeginn im Februar 1980 eine Individuenzahl von 12 Männchen und 12 Weibchen erreicht war, wurden alle danach geborenen Jungtiere an ihrem 30. Lebenstag aus der Gruppe entfernt.

Von August 1979 bis November 1979 und von Februar 1980 bis März 1981 wurden die Tiere durch die geöffnete Tür der Klimakammer drei- bis viermal wöchentlich in halbstündigen Einheiten zwischen 10.00 und 14.00 Uhr beobachtet. Die Gesamtzahl der Beobachtungsstunden betrug 120. Verhaltensweisen aus den Bereichen des agonistischen und des Sexualverhaltens wurden quantitativ erfaßt (für eine Beschreibung der Erfassungsmethoden siehe SACHSER und HENDRICHS 1982). Da das Gehege durch Markierungen an den Seitenwänden in neun gleichgroße Quadrate (eins bis neun) unterteilt war, konnte für jede Interaktion notiert werden, in welchem Quadrat sie stattfand. Von Juli 1980 bis März 1981 wurde zudem an jedem Beobachtungstag für jedes der 24 adulten Tiere registriert, in welchem der neun Quadrate es sich am häufigsten aufgehalten hatte.

Definitionen

Jede Sequenz von Sexualverhaltensweisen, die Männchen gegenüber Weibchen ausführten, wurde unabhängig von der Länge der Verhaltenssequenz und den gezeigten Verhaltensweisen als eine sexuelle Einheit gewertet (vgl. JACOBS 1976). Von einer Präferenz eines Männchens für ein Weibchen wurde gesprochen, wenn a. dieses Männchen gegenüber einem bestimmten Weibchen wenigstens doppelt soviel Sexualverhalten pro Monat zeigte wie jedes andere Männchen, oder b. dieses Männchen mehr als doppelt soviel Sexualverhalten gegenüber einem bestimmten Weibchen zeigte wie durchschnittlich gegenüber jedem Weibchen der Gruppe. Ein Männchen wurde als „Besitzer" bezeichnet, wenn es entweder als einziges Männchen eine Präferenz für ein bestimmtes Weibchen zeigte, oder, falls mehrere Männchen Präferenzen für dasselbe Weibchen zeigten, wenn es das höchstrangige dieser Tiere war. Jede Interaktion, in der sich ein Männchen einem anderen näherte und eines der beiden auswich, wurde als agonistische Interaktion zwischen diesen beiden Männchen gewertet, unabhängig von der Länge der Interaktion und davon, welche Verhaltenselemente zwischen Annäherung und Ausweichen dargeboten wurden. Das ausweichende Tier wurde jeweils als das unterlegene bezeichnet.

Ähnlich wie bei COULON (1975) wurde zur Bestimmung der Rangordnung für jedes Männchen der Index

$$\frac{Ag+}{Ag+ + Ag-}$$

für einen bestimmten Zeitraum berechnet, wobei Ag− die Anzahl der Fälle darstellt, in denen ein Männchen X vor anderen Männchen auswich und Ag+ die Anzahl der Fälle, in denen andere Männchen vor X auswichen. Der Index kann zwischen 0 und 1 variieren; je höher der Wert, desto höherrangig ist das entsprechende Männchen.

Die agonistischen Interaktionen zwischen jeweils zwei Männchen wurden in drei Kategorien unterteilt: a. „eskalierte Kämpfe": beide Männchen zeigen „Gegenüberstellen", „Zähnewetzen" und „Schrägstellen" (vgl. ROOD 1972); b. „Kämpfe": beide Männchen zeigen zwar „Gegenüberstellen", aber nur eines der Tiere „Zähnewetzen" und/oder „Schrägstellen"; c. „nicht eskalierte agonistische Interaktionen": es trat nur „Gegenüberstellen" auf, oder auf „Annäherung" eines Tieres folgte sofortiges „Ausweichen" des anderen.

Ergebnisse

Die Beziehungsstruktur in der Beobachtungsgruppe

Abb. 1 stellt die Beziehungsstruktur in der Beobachtungsgruppe von Februar 1980–März 1981 dar. Der Großteil der Männchen hatte Präferenzen für bestimmte Weibchen ausgebildet. Zu jedem Zeitpunkt bestanden Präferenzen für alle vorhandenen Weibchen.

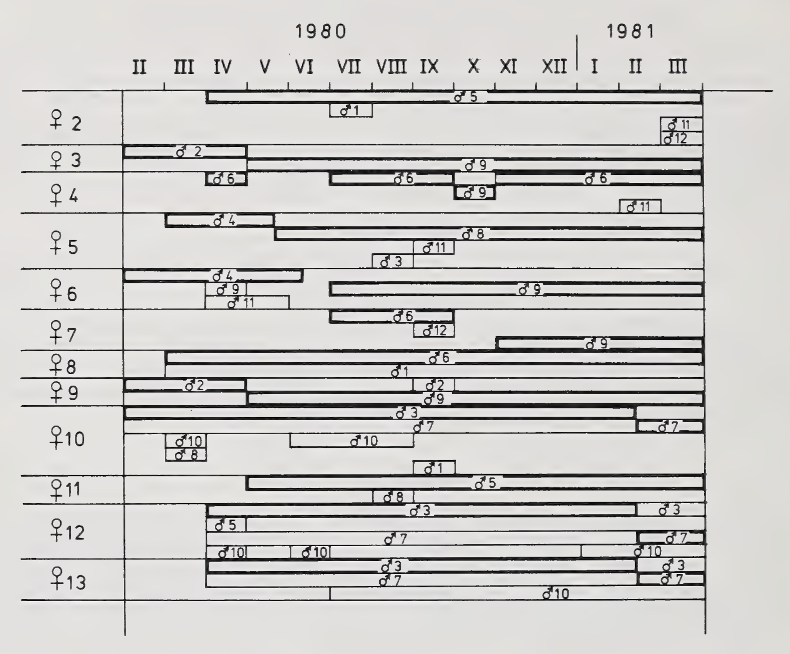


Abb. 1. Beziehungsstruktur in der Beobachtungsgruppe von Februar 1980–März 1981. Die horizontalen Säulen geben die Dauer der Präferenzen bestimmter ♂♂ für die links stehenden ♀♀ an. Dick umrandet sind die jeweiligen Besitzer. Die dargestellten Beziehungen repräsentieren mehr als 80 % der über 2600 beobachteten Sequenzen von Sexualverhaltensweisen, die adulte ♂♂ von Februar 1980–März 1981 gegen ♀♀ richteten

Ein bis drei Männchen konnten zum selben Zeitpunkt Präferenzen für ein bis vier Weibchen zeigen. Der Besitz eines bestimmten Weibchens (♂3–♀10) konnte ebenso wie Präferenzen ohne Besitz (♂7–♀10) bis zu 12 Monate dauern. Der Besitz der Weibchen konnte wechseln. Maximal fünf der 12 Männchen waren zum selben Zeitpunkt Besitzer.

Die räumliche Verteilung der Tiere

In der gegebenen Situation zeigten die Tiere eine deutliche räumliche Organisation. Drei von fünf Besitzern (die drei durchschnittlich ranghöchsten Männchen der Gruppe) zeigten dauerhafte nicht überlappende Hauptaufenthaltsgebiete. Hier befanden sie sich die meiste Zeit mit ihren Weibchen sowie mit den Männchen, die Präferenzen für dieselben Weibchen zeigten. In diesen Gebieten hatten die Tiere ihre Ruhe- und Schlafplätze, hier fand der Großteil der Interaktionen statt. Die Hauptaufenthaltsgebiete konnten monatelang konstant bleiben, dann aber zugunsten neuer dauerhafter Hauptaufenthaltsgebiete in einem anderen Teil des Raumes aufgegeben werden.

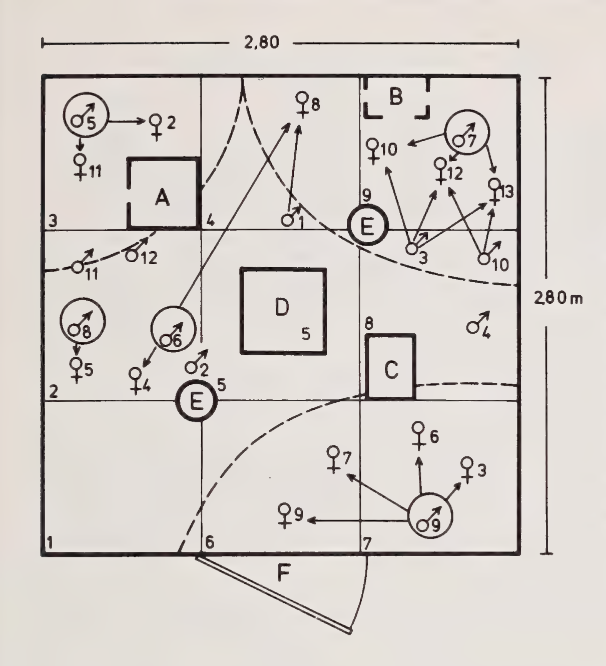


Abb. 2. Räumliche Organisation und soziale Beziehungen im Februar 1981. Pfeile zeigen Präferenzen für ♀♀, die länger als zwei Monate dauerten. Umrandete ♂♂ sind Besitzer, gestrichelte Linien Grenzen der Hauptaufenthaltsgebiete der drei stärksten Besitzer und ‚ihrer' ♀♀. A: Plexiglashütte (ein Ein- und Ausgang); B: Holzhütte (drei Ein- und Ausgänge); C: geschlossene Holzkiste; D: Trinkschale; E: Futternäpfe; F: Tür der Klimakammer; 1–9: Bezeichnung der in 9 gleichgroße Quadrate unterteilten Grundfläche

Einer der Besitzer (♂8, das durchschnittlich rangvierte Männchen der Gruppe), zog zusammen mit seinem Weibchen (♀5) im Raum umher. Einer der Besitzer (♂6, das durchschnittlich rangfünfte Männchen der Gruppe), seine Weibchen sowie ein Männchen (♂1), das ebenfalls Präferenzen für eines dieser Weibchen zeigte, zogen unabhängig voneinander im Raum umher. Die Hauptaufenthaltsgebiete dieser Tiere fielen nur nahe des Östrus eines der Weibchen zusammen.

Für die rangniedrigsten Männchen (♂2, ♂4), die keine längerfristigen Präferenzen in der Zeit von Juli 1980–März 1981 ausbildeten, konnten keine dauerhaften räumlichen Bevorzugungen gefunden werden.

In allen 16 Fällen, in denen Männchen von Juli 1980–März 1981 Präferenzen für bestimmte Weibchen ausgebildet hatten, hatten diese Männchen ihren Hauptaufenthaltsort häufiger mit ihren Weibchen im selben Quadrat als mit irgendeinem anderen Weibchen (Chi-Quadrat-Test; $p < 0.001$). Besitzer hatten häufiger ihren Hauptaufenthaltsort gemeinsam mit Nicht-Besitzern im selben Quadrat als mit anderen Besitzern (Chi-Quadrat-Test; $p < 0.001$).

Dominanzverhältnisse unter den Männchen

Abb. 3 zeigt, daß der Rangindex aller acht Besitzer, die von Februar 1980–März 1981 beobachtet wurden, nahe des Östrus eines ihrer Weibchen durchschnittlich höher war als während der gesamten Zeit des Weibchen-Besitzes. Die deutlichste Erhöhung des Rangindex zeigten die von Juni 1980–März 1981 durchschnittlich rangvierten bzw. rangfünften Besitzer ♂8 und ♂6, die keine dauerhaften Hauptaufenthaltsgebiete besaßen. Von den 39 Fällen, in denen in der Zeit drei Tage vor bis einschließlich des Tages, an dem der Östrus auftrat, beobachtet wurde, zeigten die betreffenden Besitzer in 36 Fällen einen höheren Rangindex als durchschnittlich während der Zeit des Weibchen-Besitzes. In 28 Fällen wurde ein Rangindex von 1,00 berechnet.

In den Fällen, in denen unmittelbar während des Östrus beobachtet werden konnte, hielten alle Besitzer einen kreisförmigen Raum um ihr östrisches Weibchen von jedem

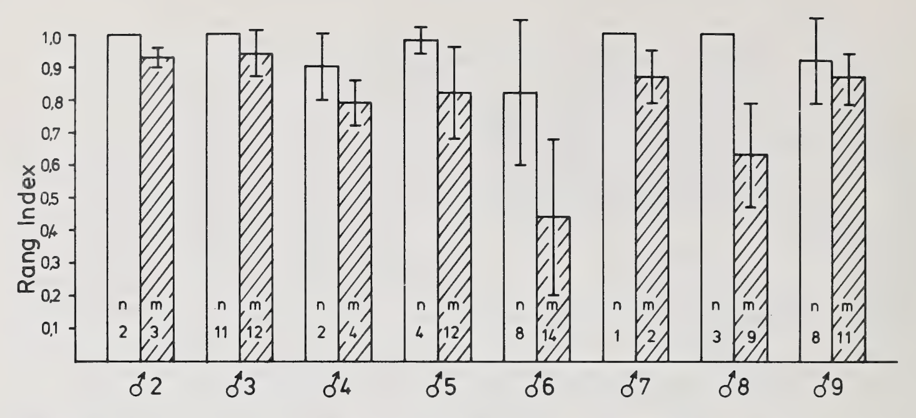


Abb. 3. Vergleich der Rangindices von Besitzern während der gesamten Zeit des Weibchen-Besitzes (schraffierte Säulen) und während der Zeit drei Tage vor bis einschließlich des Tages des Östrus eines ihrer ♀♀ (weiße Säulen). n: Anzahl der Rangindices, die in die Berechnung des durchschnittlichen Rangindex nahe des Östrus eingingen; m: Anzahl der monatlichen Rangindices, die in die Berechnung des durchschnittlichen Rangindex während der gesamten Zeit des Weibchen-Besitzes eingingen

anderen Männchen frei, auch von solchen Männchen, die ihnen zu anderen Zeitpunkten deutlich überlegen gewesen waren, und kopulierten als erste und am häufigsten mit ihrem Weibchen.

Aus Tab. 1 ergibt sich, daß Besitzer, die langfristige (vier Wochen – sieben Monate) Hauptaufenthaltsgebiete besaßen, deutlich weniger im „eigenen" Gebiet vor anderen Männchen auswichen als anderswo. Vor allem nahe des Östrus eines ihrer Weibchen verteidigten Besitzer ihr Areal.

Aber auch unabhängig von ihrem Hauptaufenthaltsgebiet und dem Zeitpunkt des Östrus eines ihrer Weibchen wichen Besitzer in der Nähe ihrer Weibchen seltener vor anderen Männchen aus als anderswo. Besonders deutlich war diese Tendenz bei dem Besitzer zu beobachten, der gemeinsam mit seinem Weibchen im Raum umherzog. In

Tabelle 1

Vergleich der Ausweichhäufigkeiten von Besitzern in ihrem dauernden Hauptaufenthaltsgebiet und außerhalb dieses Areals

Zeitraum	♂♂	Hauptaufenthaltsgebiet	Häufigkeit des Ausweichens vor anderen ♂♂ im Hauptaufenthaltsgebiet	in anderen Arealen
17. 07. 80 – 08. 02. 81	♂3	8, 9	4 (19)	17 (81)
27. 08. 80 – 26. 11. 80	♂5	3	4 (20)	14 (54)
27. 11. 80 – 15. 01. 81	♂5	1, 2	12 (46)	14 (54)
16. 01. 81 – 02. 03. 81	♂5	3	0 (0)	5 (100)
09. 02. 81 – 10. 03. 81	♂7	4, 9	4 (20)	16 (80)
17. 07. 80 – 26. 08. 80	♂9	3	0 (0)	16 (100)
01. 09. 80 – 30. 09. 80	♂9	1	1 (8)	11 (92)
01. 10. 80 – 27. 10. 80	♂9	2, 3	0 (0)	8 (100)
28. 10. 80 – 11. 12. 80	♂9	1, 2	0 (9)	9 (100)
12. 12. 80 – 06. 01. 81	♂9	3	1 (13)	7 (87)
07. 01. 81 – 10. 03. 81	♂9	6, 7	1 (7)	13 (93)

In Klammern: prozentuale Häufigkeiten

dessen direkter Nähe hatte er eine vergleichbare „Kampfstärke" wie Besitzer mit Hauptaufenthaltsgebieten in ihren Arealen.

Die Verteilung agonistischer Interaktionen

In der Zeit von Juli 1980–März 1981 war jedes Männchen durchschnittlich in 489 agonistische Interaktionen verwickelt. Die höchsten Werte wurden für die drei Besitzer ♂3 (753), ♂5 (669), ♂9 (676) mit dauerhaftem Hauptaufenthaltsgebiet gefunden sowie für ♂7 (747), das die Weibchen von ♂3 übernahm. Die niedrigste Anzahl agonistischer Interaktionen zeigten die drei rangniedrigsten Männchen: ♂1 (246); ♂2 (230); ♂4 (230).

Tabelle 2

Verteilung agonistischer Interaktionen zwischen den ♂♂ von Juli 1980 bis März 1981

Vertreibendes ♂	♂♂, die mehr als doppelt so häufig vertrieben wurden wie durchschnittlich jedes ♂ in der Gruppe	Häufigkeit des Vertreibens	Rang-nachbar	Präferenz für dasselbe ♀	größte bzw. zweitgrößte räumliche Nähe zu den ♀♀ des vertreibenden ♂s
♂1	♂4	7	+		
	♂11	5			
♂2	♂4	5	+		
	♂12	4			
♂3	♂7	256		+	+
	♂10	142		+	+
♂4	♂2	10	+		
♂5	♂12	145		(+)	+
	♂11	138		(+)	+
♂6	♂11	34		(+)	
	♂1	32		+	
	♂12	32		(+)	
♂7	♂10	109		+	+
♂8	♂11	40		(+)	
♂9	♂12	132			+
♂10	♂4	41			+
	♂12	27			
♂11	♂12	45	+		
♂12	♂2	25		(+)	
	♂4	22			
	♂1	16	+		

+ Präferenz für dasselbe ♀ über den gesamten Zeitraum von Juli 80 bis März 81; (+) kurzzeitige Präferenz für dasselbe ♀

In all den Fällen, in denen mehrere Männchen langfristig Präferenzen für dasselbe Weibchen besaßen, vertrieben die ranghöheren dieser Männchen am häufigsten die nächst stärkeren Männchen. Lagen keine langfristigen Präferenzen anderer Männchen für die Weibchen eines Besitzers vor, so vertrieben die Besitzer am häufigsten diejenigen Männchen, die kurzfristige Präferenzen und die größte räumliche Nähe zu ihren Weibchen hatten. Zeigten keine anderen Männchen Interesse an den Weibchen eines Besitzers, so vertrieb der Besitzer jene Männchen, die sich am häufigsten in der Nähe seiner Weibchen aufhielten. Rangtiefe Männchen vertrieben am häufigsten diejenigen Männchen, die ihnen in der Rangordnung folgten. Es bestand kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Anzahl agonistischer Interaktionen zwischen jeweils zwei Männchen und der Häufigkeit

mit der diese Männchen ihren Hauptaufenthaltsort im selben Quadrat hatten (Spearman's rho = 0.02; n = 66).

Als Element des Sexualverhaltens zeigen Meerschweinchenmännchen sogenannte „Purrlaute" (vgl. Kunkel und Kunkel 1964). Hatten mehrere Männchen sexuelles Interesse an denselben Weibchen, so reagierten die Besitzer auf die „Purrlaute" derjenigen Männchen, die Werbeverhalten ihren Weibchen gegenüber zeigten, und vertrieben sie. Werbeverhalten konnte auch ohne „Purren" dargeboten werden, worauf die Reaktion des Besitzers ausblieb. Daneben reagierten die Besitzer selektiv auf die „Abwehrquieklaute" ihrer Weibchen, die diese von sich gaben, wenn fremde Männchen intensives Werbeverhalten ihnen gegenüber zeigten. Die Besitzer eilten herbei und vertrieben diese Männchen.

Von Juli 1980–März 1981 wurden insgesamt 2937 agonistische Interaktionen zwischen den Männchen beobachtet. 2515 (82,4 %) hiervon waren nicht eskalierte agonistische Interaktionen, von denen 26,9 % zwischen Besitzern stattfanden. Bei 327 (14,4 %) Interaktionen handelte es sich um nicht eskalierte Kämpfe, von denen 62,1 % zwischen Besitzern stattfanden. 95 (3,2 %) Interaktionen waren eskalierte Kämpfe, von denen 87,4 % zwischen Besitzern stattfanden.

Tabelle 3

Anteil der Besitzer an unterschiedlichen Formen agonistischer Interaktionen zwischen ♂♂ von Juli 80 bis März 81

Art der agonistischen Interaktion	beobachtete Häufigkeit zwischen allen ♂♂[1]	beobachtete Häufigkeit zwischen Besitzern[2]
nicht eskalierte agonistische Interaktionen	2515 (82,4)	677 (26,9)
nicht eskalierte Kämpfe	327 (14,4)	203 (62,1)
eskalierte Kämpfe	95 (3,2)	83 (87,4)
Summe der agonistischen Interaktionen	2937 (100,0)	

[1] In Klammern: prozentualer Anteil an der Summe aller agonistischen Interaktionen.
[2] In Klammern: prozentualer Anteil der Besitzer an der Art der agonistischen Interaktion

Charakteristisch war, daß a. Besitzer mit langfristigem Hauptaufenthaltsgebiet entweder in diesem Gebiet oder direkt daneben eskalierte Kämpfe zeigten; b. Besitzer ohne dauerhaftes Hauptaufenthaltsgebiet in der Nähe ihrer Weibchen „eskaliert" kämpften. Zu eskalierten Kämpfen konnte es kommen, wenn das Weibchen eines Besitzers seinen Aufenthaltsort im Areal eines anderen Besitzers wählte und der Besitzer seinem Weibchen in das fremde Areal folgte.

Von Juli 1980–März 1981 wurden 84 agonistische Interaktionen zwischen Männchen und Weibchen, die von den Männchen ausgingen, beobachtet. In 83 Fällen vertrieben Männchen solche Weibchen, für die sie keine Präferenzen zeigten. In 58 der 84 Fälle vertrieb einer der Besitzer mit dauerhaftem Hauptaufenthaltsgebiet ein „fremdes" Weibchen aus seinem Areal, in dem es sich mit seinen eigenen Weibchen befand.

Diskussion

Räumliche Organisation und Beziehungsstruktur

In Übereinstimmung mit den Befunden von Jacobs (1976) und Sachser und Hendrichs (1982) bildeten die Meerschweinchenmännchen auch unter den Haltungsbedingungen dieses Experimentes bindungsähnliche Beziehungen, sogenannte Präferenzen, für

bestimmte Weibchen aus, die über längere Zeiträume bestehen bleiben konnten. Wie von Fuchs (1980) beschrieben, zeigte die Mehrzahl der Tiere Ortspräferenzen. Ähnlich den von Wirtz (1981) untersuchten Satellitenmännchen beim Wasserbock *(Kobus ellipsiprymnus)* konnte ein Männchen das revierähnliche Areal mit den Weibchen des vorherigen Besitzers übernehmen, nachdem es sich bereits monatelang in diesem Gebiet befunden hatte. Die Besitzer waren in ihren Gebieten deutlich stärker als außerhalb. Zeitweise verteidigten sie ihre Areale. Dies schlägt Noble (1939) als Kriterium für das Vorliegen eines Revieres vor, unabhängig von der Anzahl der sich in diesem Gebiet befindenden Tiere des gleichen Geschlechtes. Ein Revier wird in der Literatur in einem engeren Sinne aber auch über die exklusive Nutzung eines Gebietes durch seinen Bewohner definiert (z. B. Pitelka 1959). Da in der untersuchten Gruppe Besitzer einmal andere erwachsene Männchen in ihren Gebieten dulden konnten, und da zum anderen die Grenzen der Gebiete nicht immer genau und dauernd festlagen, sollen die oben beschriebenen Strukturen als „revierähnliche" Areale bezeichnet werden. Neben den Besitzern mit revierähnlichen Arealen, wurde ein Besitzer beobachtet, der gemeinsam mit seinem Weibchen umherzog, sowie ein weiterer Besitzer, der nur zu Zeiten nahe des Östrus eines seiner Weibchen ständig in dessen Nähe war. Versteht man unter einem Territorium nicht nur eine dauerhafte räumliche Struktur am selben Ort (vgl. Wilson 1975), so können auch diese Beispiele als Formen territorialen Verhaltens interpretiert werden: Im ersten Fall wird der Raum um das Weibchen permanent von anderen Männchen freigehalten; im zweiten Fall geschieht dies nur zu Zeiten nahe des Östrus. In beiden Fällen ändert sich durch das Herumziehen der Weibchen der verteidigte Ort ständig.

Die räumliche Organisation der Tiere scheint durch die Beziehungen zwischen Männchen und Weibchen sowie durch die Dominanzverhältnisse zwischen den Männchen bedingt zu sein: Die stärksten Männchen besetzen mit ihren Weibchen langfristig revierähnliche Areale, aus denen fremde Weibchen vertrieben werden, woraus deren Herumziehen im Raum resultiert. Ist der Besitzer eines herumziehenden Weibchens stark genug, so folgt er seinem Weibchen ständig; sonst hält er sich nur zu Zeiten nahe des Östrus eines seiner Weibchen in dessen Nähe auf. Die rangniedrigsten Männchen ohne dauerhafte Präferenzen für bestimmte Weibchen halten sich immer dort auf, wo die wenigsten Vertreibreaktionen durch andere Männchen zu erwarten sind. Da sich dies abhängig vom Fortpflanzungszustand der Weibchen ändert, können keine dauerhaften Ortspräferenzen ausgebildet werden.

Faktoren, welche die Kampfstärke der Besitzer beeinflussen

Jacobs (1976) und Sachser und Hendrichs (1982) konnten zeigen, daß bei Hausmeerschweinchen Besitzer (associated males) die ranghöchsten Männchen darstellen. Diese Untersuchung fragt nach Faktoren, die in die Entscheidung eingehen, welcher von zwei Besitzern in einer agonistischen Interaktion vor dem anderen ausweicht. Mindestens drei Faktoren sind von Bedeutung:

a. der Fortpflanzungszustand der Weibchen (vgl. Jacobs 1976),
b. der Ort, an dem die Interaktion stattfindet,
c. die Nähe der Weibchen während der Interaktion.

Jeder der drei Faktoren trägt dazu bei, die Fortpflanzung des Besitzers mit seinen Weibchen wahrscheinlich zu machen. Es scheint allerdings, daß der Mechanismus, nahe des Östrus eines seiner Weibchen stärker zu sein als sonst, zusammen mit der früher beschriebenen Tendenz, daß Besitzer kein Sexualinteresse an den Weibchen anderer Besitzer zeigen (Sachser und Hendrichs 1982), ausreicht, um den Fortpflanzungserfolg der Besitzer mit ihren Weibchen zu sichern, unabhängig davon, ob permanente räumliche Nähe zu den Weibchen oder revierähnliche Areale vorhanden sind.

Coulon (1975) schloß aus der Untersuchung von im Höchstfall 30 Minuten dauernden

Interaktionen zwischen zwei einander fremden Männchen, daß eher Charakteristika der Opponenten als der Ort, an dem die agonistische Interaktion stattfindet, für den Ausgang der agonistischen Interaktion verantwortlich sind. In der vorliegenden Untersuchung befanden sich alle Tiere monatelang im selben Raum: die scheinbar widersprüchlichen Ergebnisse könnten beide nur unter den jeweiligen Versuchsbedingungen gültig sein.

Funktionen der beschriebenen Sozialstruktur

Sexualverhalten und agonistische Interaktionen sind in der untersuchten Gruppe für jedes Tier auf eine überschaubare Anzahl von Männchen und Weibchen reduziert. Besitzer, ihre Weibchen, sowie Männchen, die Präferenzen für dieselben Weibchen zeigen, bilden in der Regel auch räumliche Einheiten. So wird jedem Tier auch bei hoher Individuenzahl die soziale und räumliche Orientierung erleichtert.

Die Anzahl eskalierter Kämpfe wird durch folgende Faktoren reduziert: a. Die häufigsten agonistischen Interaktionen finden zwischen Männchen statt, die sich deutlich in der Kampfstärke unterscheiden; b. auf Grund der räumlichen Organisation – Herausbildung nicht überlappender revierähnlicher Areale – treffen die stärksten Männchen der Gruppe selten aufeinander; c. Besitzer vertreiben nicht nur andere Männchen, sondern auch „fremde" Weibchen aus ihrem eigenen Areal; d. lange vor dem Östrus jedes Weibchens ist geregelt, welche Männchen versuchen werden, dieses Weibchen zu decken: der Besitzer sowie diejenigen Männchen, die auch Präferenzen für dieses Weibchen zeigen; nicht aber die Besitzer anderer Weibchen.

Orientierungserleichterung für die einzelnen Tiere und Reduktion eskalierter agonistischer Interaktionen einerseits, sowie die Gewährleistung des Fortpflanzungserfolges der stärksten Männchen der Gruppe durch die beschriebenen Mechanismen andererseits, werden als Hauptfunktionen dieser Sozialstruktur angesehen.

Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Priv.-Doz. Dr. Dr. H. Hendrichs für die wissenschaftliche Betreuung der Arbeit, Herrn Prof. Dr. K. Immelmann für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes sowie ihm und Frau Dipl.-Biol. A. Stahnke für die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Ermöglicht wurde die Arbeit ferner durch ein Promotionsstipendium der Studienstiftung des Deutschen Volkes.

Zusammenfassung

In einer 15 Monate lang untersuchten Gruppe von Hausmeerschweinchen (12♂♂, 12♀♀; auf 7,84 m^2), bildete der Großteil der ♂♂ langfristige Präferenzen für bestimmte ♀♀ aus, d. h., die einzelnen ♂♂ richteten ihr Sexualverhalten nur gegen diese ♀♀. Ein bis drei ♂♂ konnten Präferenzen für die gleichen ein bis vier ♀♀ zeigen. Das ranghöchste der für die gleichen ♀♀ Präferenzen zeigenden ♂♂ wurde als Besitzer bezeichnet. Drei Besitzer hielten sich langfristig mit ihren ♀♀ sowie den ♂♂, die auch Präferenzen für diese ♀♀ zeigten, in nicht überlappenden, revierähnlichen Arealen auf. Ein anderer Besitzer zog zusammen mit seinem einen ♀ im Raum umher; ein Besitzer hielt sich nur nahe des Östrus eines seiner ♀♀ in dessen Nähe auf. Die rangniedrigsten ♂♂ zeigten keine Ortspräferenzen. Besitzer waren überdurchschnittlich stark in der Nahe ihrer ♀♀, in ihren Hauptaufenthaltsgebieten und nahe des Östrus eines ihrer ♀♀. ♂♂ vertrieben am häufigsten diejenigen ♂♂, die Präferenzen für dieselben ♀♀ zeigten, oder diesen räumlich am nächsten waren. Der Großteil der agonistischen Interaktionen mit höchster Kampfintensität fand zwischen Besitzern statt. Einige Mechanismen und Funktionen der beschriebenen Sozialstruktur werden diskutiert.

Literatur

Berryman, J. (1977): Aggressive behaviour and social dominance in Guinea pigs. Guinea Pig News Letter **10**, 11–15.

Berryman, J. (1978): Social behaviour in a colony of domestic Guinea pigs. Z. Tierpsychol. **46**, 200–214.

Coulon, J. (1975): Les relations sociales chez le Cobaye domestique. I. Etude de la hierarchie sociale. Behaviour **53**, 183–199.

Coulon, J. (1975): Les relations sociales chez le Cobaye domestique. II. Le comportement agonistique interterritorial. Behaviour **53**, 200–215.
Fuchs, S. (1980): Spacing patterns in a colony a Guinea pigs: predictability from environmental and social factors. Behav. Ecol. Sociobiol. **6**, 265–276.
Jacobs, W. W. (1976): Male-female associations in the domestic Guinea pig. Animal Learning and Behaviour Vol. **4** (IA), 77–83.
King, J. A. (1956): Social relations of the domestic Guinea pig living under semi-natural conditions. Ecology **37**, 221–228.
Kunkel, P.; Kunkel, I. (1964): Beiträge zur Ethologie des Hausmeerschweinchens. Z. Tierpsychol. **21**, 602–641.
Noble, G. K. (1939): The role of dominance in the social life of birds. Auk **56**, 263–273.
Pettijohn, T. F. (1979): Attachment and separation distress in the infant guinea pig. Dev. Psychobiol. Develop. **12**, 73–81.
Pitelka, F. A. (1959): Numbers, breeding schedule and territoriality in pectoral sandpipers of northern Alaska. Condor **61**, 233–264.
Rood, J. P. (1972): Ecological and behavioural comparisons of three genera of Argentine cavies. Anim. Beh. Monogr. **5**, 1–83.
Sachser, N.; Hendrichs, H. (1982): A longitudinal study on the social organization and its dynamics in a group of Guinea pigs (*Cavia aperea* f. porcellus). Säugetierk. Mitt. **30**, 227–240.
Siegel, S. (1956): Nonparametric statistics. Tokyo: McGraw-Hill.
Wilson, E. O. (1975): Sociobiology. The New Synthesis. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press of Harvard University Press.
Wirtz, P. (1981): Territorial defence and territory take-over by satellite males in the Waterbuck *Kobus ellipsiprymnus* (Bovidae). Behav. Ecol. Sociobiol. **8**, 161–162.

Anschrift des Verfassers: Norbert Sachser, Lehrstuhl für Verhaltensphysiologie, Fakultät für Biologie, Universität Bielefeld, Postfach 8640, D-4800 Bielefeld 1

Home range size of Blackbuck, *Antilope cervicapra*, at Mudmal

By N. L. N. S. Prasad

Department of Zoology, Osmania University, Hyderabad, India

Receipt of Ms. 14. 4. 1982

Abstract

Investigated the home range size of 11 individually identified adult male blackbuck. The study period of the individuals ranged between 6 and 22 months. The home range size varied from 3.25–13.5 km^2. The mean home range was 7.66 km^2. The maximum and minimum mean activity radii were 1.95 km and 0.84 km respectively. Certain grids in the home range were more intensively used than others. The activity centre, in most cases, was located within or adjacent to the grid of maximum use. Some grids were used by two or more individuals and the resources in the area were shared between them either simultaneously or at different times. The overlap values based on the weightage of minimum proportion of sightings in the overlapped grids showed substantial variation. The maximum and minimum values of overlap obtained thus were 76.8 % and 6.6 % respectively.

Introduction

The only information available on the home range of blackbuck at present was from the study of Schaller (1967) at Kanha National Park. Details on the home range size of the free living population of blackbuck helps to draw a perspective management plan for future conservation of the species. This is more so at places where blackbuck co-exist with

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4802-0109 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 109–117

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

cultivators as in many villages in the State of Andhra Pradesh and elsewhere in India. The paper deals with the home range size of 11 individually identified males and the association between them. The differences in the home range size of the individuals and their adaptation to the cultivated fields are discussed.

Materials and methods

Study area

The study was carried out in the neighbourhood of Mudmal village located between 16° 22′ – 16° 26′ N and 77° 25′ – 77° 29′ E. The total area of study was approximately 80 km^2. 81 % of the area was occupied by cultivated fields. A few grassy patches were distributed here and there. Other details of the habitat structure were described by Prasad and Ramana Rao (1981).

A preliminary survey of the study area was made and all the vantage points were identified with the aid of the Survey of India maps (1 : 33 000). Taking advantage of the prior knowledge of the frequented areas of blackbuck, part of the study area was demarcated as intensive study area. The intensive study area was divided into 500 × 500 m grids (Fig. 1). The grids were arbitrarily marked with the help of boundaries of cultivated fields, prominent rocky elevations, trees, and groves of phoenix.

Initially, there were 50 blackbuck distributed in 5 separate herds in the study area. The total population increased to over 100 animals by the termination of the studies. During the course of field studies, 11 adult males were individually identified. The natural markings such as the length and shape of horns, the number of spirals in the horns and the intensity of black colour on the coat were chosen as criteria for identification. These bucks were numbered as PB I, PB II, PPR I, PPR II, PPR III, DR I, LG I, LG II, LG III, PM I, and LIMI. All the observations were made during day time with the aid of 8 × 40 binoculars. The period of observations on any single day ranged between 1–10 h.

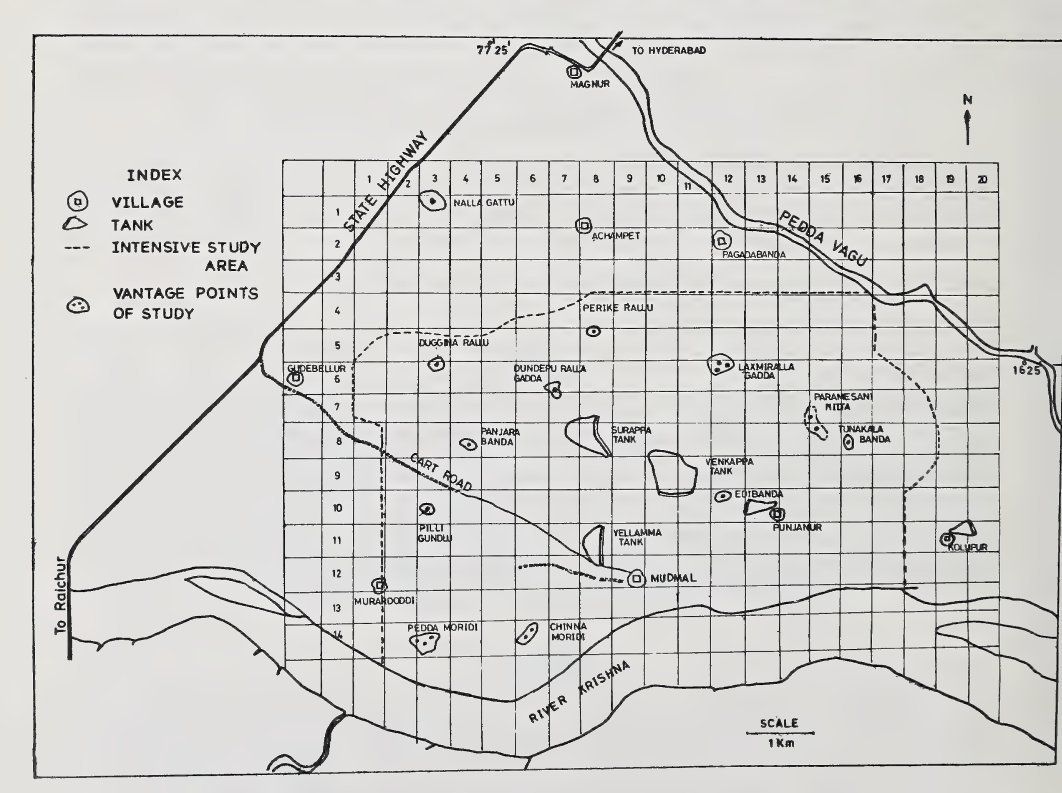


Fig. 1. Study area showing the villages and the vantage points of study

During each observation, the date, time, animal number, grid number in which it was located, and the activity of the individual were recorded. A total of 269 days was spent from April 1978 through February 1980 and over 780 hours of record was obtained on various activity and movement patterns. This was supplemented by the information on the location of the identified individuals gathered by two trained local forest watchman.

Calculations

Home range

A modification of home range fill technique as described by RONGSTAD and TESTER (1969) was followed for determining the home range. Using this method, the grids in which a buck was sighted during the period of observation were summed up and the total area obtained was considered as its home range. The grids with locations that were separated along either axis by one vacant grid, i.e. 0.5 km, were excluded from home range. Although this slightly underestimates the home range, it is useful for finding the use-intensity of the area (RONGSTAD and TESTER 1969).

Activity radius

Another way of describing home range is in terms of the distance from the centre of activity (HAYNE 1949; DICE and CLARK 1953:2). The centre of activity ($\overline{X}$, $\overline{Y}$) was calculated as follows:

$$\overline{X} = \sum_{i=1}^{n} x_i/n \quad ; \quad \overline{Y} = \sum_{i=1}^{n} y_i/n \qquad \ldots . (1)$$

where x and y are coordinates of the centre of each grid and n is the number of grids in the home range.

The mean activity radius weighted by the number of sightings in each grid was calculated by using the following formula:

$$\frac{\Sigma \left(S_i \sqrt{[(x_i - \overline{X})^2 + (y_i - \overline{Y})^2]}\right)}{\Sigma S_i}$$

where S_i is the number of sightings in each grid.

Degree of aggregation

The geometric centre of activity of all the centres of activity of bucks were obtained by using (1) and the unit distance from the geometric centre to the activity centres of all individuals was derived by:

$$D_u = u \sqrt{(\overline{X}_1 - \overline{X}_2)^2 + (\overline{Y}_1 - \overline{Y}_2)^2}$$

where u equals to the number of units. On the basis of the variance and mean of the distances obtained thus, the variance mean (V/m) ratio was calculated to use as an index to measure the degree of aggregation (PIELOU 1969).

Home range overlap

The home range overlap between individuals was calculated following the method suggested by HURLBERT (1978) for the measurement of niche overlap. Thus,

$$\text{Home range overlap ij} = \Sigma_{min} (u_i^x , u_j^x)$$

where x = all grids overlapped

u_i^x = proportion of sightings of individual i in grid x
u_j^x = proportion of sightings of individual j in grid x

Out of the two individuals whose home ranges overlapped, the minimum proportion of sightings in the overlapped grids was considered as the value of overlap. Such minimum overlap values of the overlapped grids were summed up to get the total value of overlap. The mean overlap value per grid was used to calculate the association index for drawing a dendrogram, using the method of CODY (1974).

Results

The home range size of the 11 bucks differed greatly (Table 1). Buck DR I, which was observed for a period of 8 months (47 resightings) showed a range size of 3.25 km^2. Buck PB I, which was followed for a period of 18 months (265 resightings) showed a range size of 13.5 km^2. Bucks PB II, and LIMI, which were observed for 14 and 22 months respectively (336 and 349 resightings respectively) had a home range size of 13.0 km^2 each. The mean home range size of all bucks was 7.66 km^2 (SD 3.89). The maximum activity radius ranged between 1.45 km (PPR III) and 4.21 km (PB II) while the mean activity radius ranged between 0.68 km (DR I) and 1.63 km (LG III).

Table 1

Home range and activity radius of identified bucks

Bucks	Months observed	No. of resight-ings	No. of grids occupied	Area of Home range km^2	Activity radius Mean km	Max km
PB I	18	265	54	13.50	1.28	3.19
PB II	14	336	52	13.00	1.07	4.21
PPR I	6	42	19	4.75	0.94	1.95
PPR II	14	106	26	6.50	0.92	2.39
PPR III	7	36	14	3.50	0.87	1.45
DR I	8	47	13	3.25	0.68	2.26
LIMI	22	349	52	13.00	1.15	2.43
PM I	14	87	25	6.25	0.88	2.38
LG I	18	106	28	7.00	0.94	2.30
LG II	17	41	18	4.50	1.04	2.11
LG III	12	92	37	9.25	1.63	2.89

Mean home range = 7.66 km^2 (SD. 3.89)

The percentage proportion of sightings in various grids in the home range of some of the bucks is shown in Fig. 2. In the case of bucks PPR II and LG I, the centre of activity was located within the grid that contained the maximum proportion of sightings. In the rest of the bucks, the centre of activity was located 0.2 km (PB II) to 1.3 km (LG III) away from the grid that had the maximum proportion of sightings. For LG II, however, the centre of activity was located outside the home range boundary.

The higher proportion of sightings in certain grids in the home range reveals the animal's utilization of that area more intensively either for food or for cover or for other purposes such as maintenance of territory. The grids that have more than the average proportion of sightings were considered to approximate the area of intensive use. Thus, bucks PB I and PB II used only one fifth of their home range, i.e. 2.7 km^2 and 2.6 km^2 respectively. Within this area they showed 73 % and 60 % of total sightings respectively. The rest of the bucks showed 55–83 % sightings in less than one third to one halft of the respective home range size.

The activity centres of the individual bucks with the geometric centre are shown in Fig. 3. One way of determining the spatial relations of animals is the Variance, mean ratio (V/m) of the distances between the points of animal distribution (Andrewartha 1961; Pielou 1969). The V/m of the distances from the geometric centre to the centres of activity of all the bucks was 0.27. This shows that the bucks were aggregated.

Fig. 2. % proportion of sightings in various grids in the home range

Fig. 3. Distribution of activity centres of 11 individual males in space in the study area. ⊘ indicates geometric centre of the activity centres of all individuals

Table 2

The values of home range overlap

Bucks involved	% proportion of overlap	% mean overlap per grid	Total grids overlapped
PB I and PB II	76.82	1.92	40
PB I and PPR I	7.02	1.17	6
PB I and PPR II	6.59	1.09	7
PB II and PPR I	9.52	1.06	9
PB II and PPR II	7.48	0.75	10
PB II and DR I	20.06	2.23	9
PPR I and PPR II	47.47	3.39	14
PPR II and PPR III	35.99	3.99	9
LIMI and LG I	59.01	2.18	27
LIMI and LG II	45.85	3.06	15
LIMI and LG III	40.79	1.57	26
LIMI and PM I	13.48	1.04	13
LG I and LG II	44.03	3.14	14
LG I and LG III	30.50	1.91	16
LG I and PM I	17.89	1.99	9
LG II and LG III	23.90	2.17	11
LG III and PM I	31.27	3.47	9
LG III and PM I	12.14	1.52	8

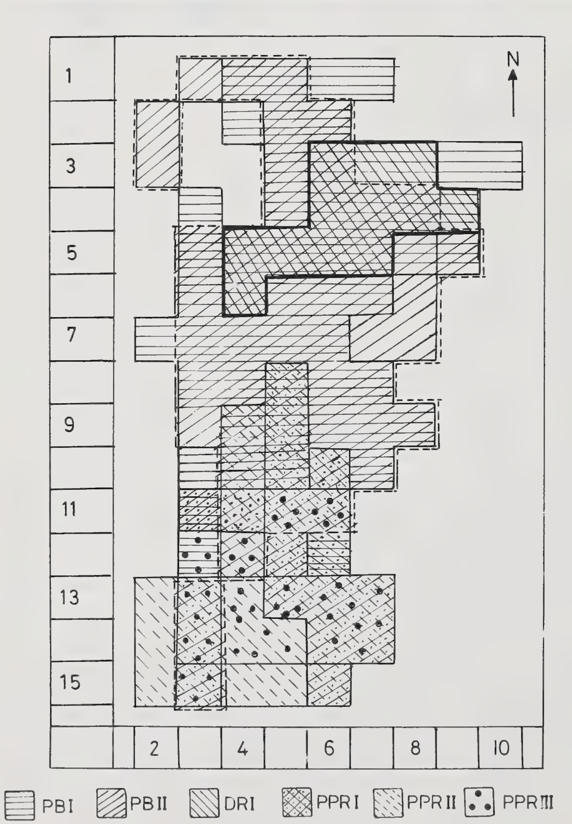


Fig. 4. Home range overlap between bucks

Home range overlap

The home range overlap values between different bucks is shown in Table 2. The overlap was highest between PB I and PB II (76.8 %) where 40 grids were commonly used (Fig. 4). This was followed by the overlap between LIMI and LG I (59 %) where 27 grids were used in common. The rest of the values of overlap between others varied from 6.59 % (PB I and PPR II) to 47.47 % (PPR I and PPR II).

Fig. 5 shows the association between the 11 bucks. The bucks PPR II, PPR III and PPR I were more closely associated in that order. Similarly, the bucks DR I, PB II, and PB I were in a cluster. These two small clusters, however, overlapped forming a single cluster. In the second cluster, the association between LG II and PM I was maximum. This was followed by LG I, LIMI, and LG III.

Discussion

Schaller (1967) mentioned that the blackbuck herd at Kanha National Park had a home range of over 2 sq.miles (5.18 km^2). This is comparable to the average home range of the present study, i.e. 7.66 km^2.

The home range of the 11 bucks differed considerably. This is mainly because of the

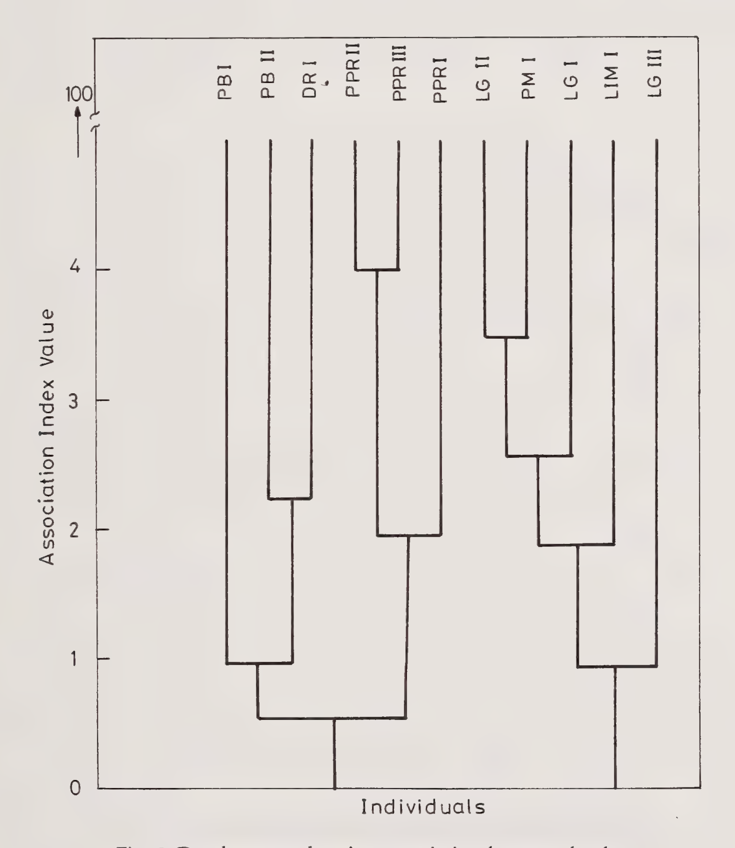


Fig. 5. Dendrogram showing association between bucks

differences in the observation period. To determine the home range size of an individual, one needs to locate all the extreme points covered by it. A lapse in the observation period may miss some of the locations. By plotting the monthwise cumulative home range size (Fig. 6), it is possible to infer that observations spanned over a period of one year is sufficient to determine fairely accurate home range. The home range size of PPR I, PPR III, and DR I are probably underestimated since the period of observation was less than a year. With the exception of bucks PB I and PB II, the rest of the bucks did not show any significant addition to the 12 month home range size. Differences in the home range size are mainly due to interaction between blackbuck and the cultivators. Infact, in the case of bucks PB I and PB II, the increase in the home range after 12 months was because they were driven away from their area by the cultivators with the help of the country dogs. The bucks, however, returned to the same area after a few days. This shows that it is difficult to drive blackbuck away from their home site permanently.

The concept of home range in terms of the centre of activity recognizes greater use per unit area near the centre of an animal's home range and progressively less use with increasing distance from the centre (ROBINETTE 1966). In majority of the bucks, the location of the centre of activity within or near the grids with maximum sightings agrees with such a concept although the home range shape was not circular. The location of activity centre away from the area of maximum use in the case of LG III and slightly outside the home range boundary in the case of LG II is difficult to predict.

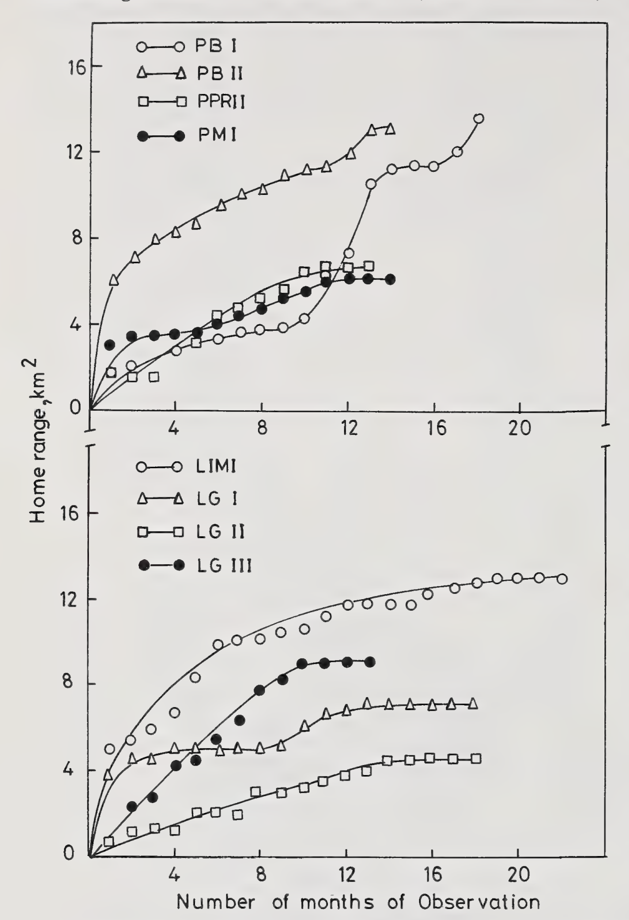


Fig. 6. Home range of 8 bucks plotted against the number of months of observation

The bucks that have larger home ranges have more number of grids less intensively used while the bucks with smaller home range have more number of grids with greater use-intensity. Bucks PB I, PB II, PPR I, LG III, LIMI, and PM I were highly selective in choosing their territories. These territories, mostly, were located at a slightly elevated area and were surrounded by cultivated fields. These were the areas which formed the foci of activity for these bucks since the females were attracted to these areas due to the richness of the resources.

The maximum overlap between bucks PB I and PB II indicates that bucks of adjacent area interact more frequently. The observations also reveal that slighting of these bucks together was common, particularly, when they face pressure from the cultivators. The other times one can see these bucks together was when the sheep and cattle intrude into their area.

Acknowledgements

I am grateful to Prof. J. V. RAMANA RAO for his guidance and encouragement in the research work, and to the Head, Department of Zoology, Osmania University, Hyderabad, for the facilities for the field study. I am thankful to the Andhra Pradesh Forest Department for extending their cooperation. I am especially thankful to Prof. MADHAV GADGIL, Dr. N. V. JOSHI, Dr. S. N. PRASAD, and Mr. P. V. K. NAIR of the Indian Institute of Science, Bangalore, for helping me in many ways, particularly, in the logistics support. Acknowledgements are due to the President, Forest Research Institute and Colleges, Dehra Dun, for the financial support for the study.

Zusammenfassung

Über die Größe des Wohngebietes der Hirschziegenantilope, Antilope cervicapra, in Mudmal, Indien

Untersucht wurde die Größe der Wohngebiete von 11 einzeln identifizierten, erwachsenen, männlichen Hirschziegenantilopen. Die Tiere wurden über eine Dauer von 6 bis 22 Monaten beobachtet. Die Größe der Wohngebiete lag zwischen 3,25 und 13,5 km². Die durchschnittlichen Aktivitätsradien betrugen maximal 1,95 und minimal 0,84 km. Einige Planquadratsflächen der Wohngebiete wurden intensiver benutzt als andere. Das Aktivitätszentrum lag in den meisten Fällen in der maximal benutzten Fläche oder in deren Nähe. Manche Planquadratsflächen wurden von zwei oder mehr Tieren benutzt und die Nahrung dort entweder gleichzeitig oder zu verschiedenen Zeiten aufgenommen. Die Werte für die Überlappung der Wohngebiete zeigten eine erhebliche Streuung. Sie betrugen maximal 76,8 und minimal 6,6 %.

References

ANDREWARTHA, H. G. (1961): Introduction to the study of animal populations. Chicago: The Univ. of Chicago Press.

CODY, M. L. (1974): Competition and structure of Bird Communities. Princeton: Princeton Univ. Press.

DICE, L. R.; CLARK, P. J. (1953:2): The statistical concept of home range as applied to the recapture radius of the deer mouse *(Peromyscus)*. Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. of Michigan **62**, 1–15.

HAYNE, D. W. (1949): Calculation of size of home range. J. Mammlogy, **30**, 1–18.

HURLBERT, S. H. (1978): The measurement of niche overlap and some relatives. Ecology **59**, 67–77.

PIELOU, E. C. (1969): An Introduction to Mathematical Ecology. New York: Wiley – Interscience, A Division of John Wiley and Sons.

PRASAD, N. L. N. S.; RAMANA RAO, J. V. (1981): Evaluation of habitat structure of blackbuck *(Antilope cervicapra)* in Andrha Pradesh with special reference to Mudmal and its relevance to behaviour. Geobios. (in press).

ROBINETTE, W. L. (1966): Mule deer home range and dispersal in Utah. J. Wildl. Manage. **30**, 335–348.

RONGSTAD, O. J.; TESTER, J. R. (1969): Movement patterns and habitat use of white-tailed deer in Minnesota. J. Wildl. Manage. **33**, 366–379.

SCHALLER, G. B. (1967): The Deer and the Tiger. Chicago: The Univ. of Chicago Press.

Author's address: Dr. N. L. N. S. PRASAD, Zoological Survey of India, 36/802, Karakkamuri Cross Road, Cochin–682 011, India

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

Cas d'albinisme chez deux Insectivores Soricidae: *Suncus etruscus* (Savi, 1822) et *Neomys fodiens* (Pennant, 1771)

Par R. FONS, JOSETTE CATALAN et FRANÇOISE POITEVIN

Réception du Ms. 8. 8.1982

La Pachyure étrusque, *Suncus etruscus* (Savi, 1822)

Aucun cas de coloration aberrante (mélanisme, albinisme) n'était antérieurement connu chez cette espèce.

En juin 1980, un *S. etruscus* présentant une importante coloration blanche a été capturé (fig. 1 A et B). La zone dorsale, la moins marquée, et la face supérieure de la queue, portent

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4801-0009 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 117–122

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

une implantation de poils disséminés dans le pelage où dominent toutefois les poils colorés normalement. En revanche, les flancs montrent une importante tache blanche qui se prolonge largement sur la face abdominale, remonte sous la gorge et se poursuit sur les pattes. Le dessus de la tête présente un mélange de poils normaux et blancs, disséminés dans le pelage. Les yeux ont leur coloration classique. Le lieu de capture, un ancien vignoble



Fig. 1. Suncus etruscus (Savi, 1822), mâle adulte présentant un albinisme partiel. Outre l'importance de la tache blanche sur le flanc gauche (a) qui se prolonge sous la face ventrale et rejoint la gorge (b), remarquez les implantations, très importantes de poils blancs disséminés dans le pelage de la région dorsale. Les yeux présentent leur coloration normale (clichés R. Fons)

abandonné, est situé sur la commune de Cerbère (Pyrénées-Orientales) (voir description du biotope in Fons 1975). A sa capture (16 juin), l'animal pesait 1,92 g. Il s'agit d'un mâle adulte en activité sexuelle (odeur classique, testicultes dilatés). Conservé au laboratoire et mis en présence de différentes femelles, aucune paternité ne put lui être imputé, mais ceci se produit également avec des mâles adultes à coloration normale. Cet animal est mort le 10

janvier 1981, après 209 jours de captivité. Il n'a effectué aucun changement de pelange (mue d'automne) pendant sa captivité. Lors de la préparation de l'animal, aucune trace particulière de pigment mélanique n'a été rencontrée, sur la peau, côté chair.

La Crossope, *Neomys fodiens* (Pennant, 1771)

On connaît de nombreux cas européens de mélanisme total ou partiel pour le genre *Neomys (N. fodiens, N. anomalus)*: Allemagne (Jacobi 1928; Kahmann et Rossner 1956; Schober 1959); Autriche (Bauer 1960); Finlande (Skaren 1973); Grande-Bretagne (Crowcroft 1957); Pays-Bas (Husson 1947; van Laar et van Laar 1966); France (Giban 1956; Saint Girons 1963) entre autre. En revanche, les individus présentant un albinisme total ou partiel sont inconnus à notre connaissance. Les spécimens montrant une bordure de l'oreille ou une extrémité de la queue blanche (Corbet 1963; Saint Girons 1963), caractère qui peut-être commun chez certaines populations, ne sont pas à considérer comme individus affectés d'albinisme. De plus, nous savons que la présence des petites taches blanches dans la région du cou ne présente pas un cas d'albinisme partiel. Ces taches, toujours localisées sur des femelles adultes, résultent des morsures du mâle pendant la copulation (Crowcroft 1957). Notons toutefois que ces taches n'apparaissent pas dans



Fig. 2. Neomys fodiens (Pennant, 1771) atteinte d'albinisme. L'animal, une femelle adulte, était lors de sa capture de couleur blanc sale, seule subsistait la zone foncée située sur la ceinture scapulaire et sur la tête (cliché J. Lecomte, C.N.R.S., d'après animal mort)

nos élevages *(S. etruscus, C. russula, C. suaveolens)*, malgré une reproduction normale et des accouplements nombreux (Fons 1974).

Le 5 novembre 1981, quatre *Neomys fodiens* furent capturées le long de deux torrents des Pyrénées-Orientales: un couple à Rieutort à 1550 m d'altitude et deux femelles près de Railleu (1415 m). L'une d'elle, adulte, présentait un albinisme presque total. En effet, hormis une tache grisâtre, visible sur la ceinture scapulaire (fig. 2), l'animal était entièrement blanc. La coloration des yeux était normale. Cette Crossope (tête + corps, 78 mm; queue, 57 mm; poids, 13 g.), n'a pû être conservée que quelques jours en captivité.

Tableau

Aperçu des données bibliographiques concernant la capture de différents genres d'Insectivores Soricidae présentant un cas d'albinisme partiel ou total

Genres especes	Cas d'albinisme: Complet	Cas d'albinisme: Partiel
		Soricinae
Sorex		
S. minutus		Corbet 1963[1]; Pucek 1964
S. araneus	Selys Longchamp 1839 Dolgov 1968; Van der Zande 1968	Heron Royer 1883; Harrison 1957 Corbet 1963[1]; Pucek 1964; Dolgov 1968
S. cinereus	Allen 1935; Dexter 1961	Pearče 1934; Findley 1955
S. tundresis (= *S. caecutiens*)	Jackson 1928	
S. vagrans	Gelder, Van 1959	
Cryptotis		
C. parva	Elder 1960; Sealander 1981	
Blarina		
B. brevicauda	Jackson 1961 Hamilton 1939; Ulmer 1940a et b Murray 1939; Sime 1940; Sharipo 1950; Williams 1962; Smith 1976 Svendsen et Svendsen 1975	Hamilton 1939; Christian 1947
Neomys		
N. fodiens		Corbet 1963[1]; Fons et al. (présent travail)
		Crocidurinae
Crocidura		
C. russula	Selys Longchamp 1839	Van Bree et al. 1963
C. russula schweitzeri	Jones 1962	
C. leucodon		in Pucek 1963
C. suaveolens		Heptner 1939
C. suaveolens withakeri	Cabrera 1932	
Suncus		
S. etruscus		Fons et al. (présent travail)

[1] concerne le bout de la queue seulement.

L'analyse de 30 locus codant les enzymes, n'a pas permis de mettre en évidence de différences électrophorétiques avec les individus colorés normalement.

Les captures de Musaraignes partiellement ou totalement albinos, peu nombreuses (tableau), concernent tout particulièrement les Soricinae. Doit-on penser que ce phénomène est plus significativement présent chez les représentants de cette sous-famille? S'agit-il, tout simplement, d'animaux *(Sorex, Blarina)* à large répartition et plus souvent rencontrés lors des études de terrain? En ce qui nous concerne, nous poursuivons (R. Fons) depuis plus de quinze ans, l'étude de trois insectivores Crocidurinae. Hormis le nombre relativement peu élevé de *C. suaveolens* (200 environ), près de 600 *S. etruscus* et plus de 4500 *C. russula* ont été observés, soit dans la nature, soit en captivité, pendant toutes ces années. Seule la Pachyure étrusque concernée par ce travail a montré un cas d'albinisme partiel. Certains auteurs ont déjà attiré l'attention sur le peu d'animaux rencontrés présentant de telles colorations anormales (Jackson 1928, trois *Sorex* sur plus de 10 000 observés; Hamilton 1939, deux *Blarina brevicauda* sur plusieurs milliers).

La rareté des cas d'albinisme chez les Insectivores Soricidae ne permet pas, pour l'instant, de comprendre les facteurs qui régissent ce phénomène.

Bibliographie

Allen, G. M. (1935): An albino shrew. J. Mammalogy **16,** 223.

Bauer, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). Bonn. Zoll. Beitr. **11,** 141–344.

Bree, P. J. H. van; Chanudet, F.; Saint Girons, M. C. (1963): Notes sur des colorations anormales chez les musaraignes (Insectivora-Soricidae). Mammalia **27,** 300–305.

Cabrera, A. (1932): Los mamiferos de Maruecos. Madrid.

Christian, J. J. (1947): Note on light colored *Blarina.* J. Mammalogy **28,** 403.

Corbet, G. B. (1963): The frequency of albinism of the Tail-Trip in British mammals. Proc. Zool. Soc. London **140,** 327–330.

Crowcroft, P. (1957): The life of the shrew. Max Reinhardt Ed. London.

Dexter, R. W. (1961): An albino shrew from Ohio. J. Mammalogy **42,** 96.

Dolgov, V. A. (1968): The cases of albinism in *Sorex araneus.* Acta Theriol. **13,** 557–558.

Elder, W. H. (1960): An albino *Cryptotis* from Missouri. J. Mammalogy **41,** 506–507.

Findley, J. S. (1955): Possible himalayan color pattern in the masked shrew. J. Mammalogy **37,** 257.

Fons, R. (1974): La mue chez les Crocidurinae. I-Changement de pelage dans la nature et en captivité chez la Pachyure étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822). Mammalia **38,** 265–284.

– (1975): Contribution à la connaissance de la Musaraigne étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822). Thèse de Doctorat Université de Paris (P. et. M. Curie).

Gelder, R. G. van (1959): An albino *Sorex vagrans.* J. Mammalogy **40,** 438.

Giban, J. (1956): A propos de la capture de deux crossopes aquatiques aux environs de Versailles. Mammalia **20,** 57–65.

Harrison, D. L. (1957): A remarkable pied common shrew *Sorex araneus* (Linn.) Naturalist, Lond. **862,** 92.

Hamilton, W. J. Jr. (1939): Albino blarinas. J. Mammalogy **20,** 252.

Heptner, V. G. (1939): The turkestan desert shrew its biology and adaptative peculliarities. J. Mammalogy **20,** 139–149.

Heron Royer, M. (1883): Cas d'albinisme partiel chez la musaraigne commune. Bull. Soc. Zool. France **8,** 134–135.

Husson, A. M. (1957): Faunistische gegevens over de zoogdieren van Zuid-Limburg Nat. Hist. Maandblad **46,** 61–81.

Jackson, H. H. T. (1928) : A taxonomic review of the american long-tailed shrews Genera *Sorex* and *Microsorex.* North American Fauna **51,** 238 p.

Jackson, H. H. T. (1961): Mammals of Wisconsin. Univ. Wis. Press: Madison.

Jacobi, A. (1928): Melanismen einheimischer Kleinsäuger (*Neomys fodiens* und *Cricetus cricetus*). Z. Säugetierkunde **2,** 82–87.

Jones, T. S. (1962): Albinism in an African shrew *(Crocidura schweitzeri).* Mammalia **43,** 424–425.

Kahmann, H.; Rossner, F. X. (1956): Die Natur der Färbungsvielseitigkeit der Unterseite bei der Wasserspitzmaus *(Neomys).* Naturwissenschaften **43,** 46.

Laar, V. van; Laar, G. M. van, (1966): Melanisme bij de Waterspitzmuis *Neomys fodiens* (Pennant) of Texel. De levende Natuur **69,** 86–96.

Murray, L. T. (1939): An albino *Blarina* from Indiana. J. Mammalogy **20,** 501.

Pearce, J. (1934): Albinism in the cinereus shrew. J. Mammalogy **15,** 67.

Pucek, M. (1964): Cases of white spotting in shrews. Acta Theriol. **9,** 367–368.

Saint Girons, M. C. (1963): Notes faunistiques sur les mammifères de la région de Besse-en-Chandesse (Puy-de-Dôme). Rev. Sc. Nat. Auvergne **27,** 1–14.

Schober, W. (1959): Zur Kenntnis mitteldeutscher Soriciden (Mammalia). Mitt. Zoll. Museum Berlin **35,** 73–78.

Sealander, J. A. (1981): Albino least shrews *(C. parva)* and a new locality record for the southeastern shrew *(Sorex longirostris)* from Arkansas. Southwest. Nat. **26,** 70.

Selys-Longchamps, E. de (1839): Etudes de micromammalogie. Revue des Musaraignes des Rats et des Campagnols. Roret: Paris.

Sharipo, J. (1950): Notes on population dynamics of *Microtus* and *Blarina* with record of albinism in *Blarina.* J. Wildlife Mgmt. **14,** 359–360.

Sime, P. R. (1940): Albino short tailed shrew from Conecticut. J. Mammalogy **21,** 214.

Skaren, V. (1973): Aberrant coulours of shrews (*Sorex araneus* L. and *Neomys fodiens* Schreb.) in Finland. Säugetierkdl. Mitt. **21,** 74–75.

Smith, D. G. (1976): Occurrence of an albino *Blarina brevicauda* from western Tennessee. J. Tennessee Acad. **51,** 108.

Svendsen, G. E.; Svendsen, M. G. (1975): An albino *Blarina brevicauda* from Southeastern Ohio. J. Sci. Ohio **75**, 32.
Ulmer, F. A. Jr. (1940a): Albinism in *Blarina.* J. Mammalogy **21**, 89.
– (1940b): A Delaware record of albinism in *Blarina.* J. Mammalogy **21**, 457.
Williams, M. W. (1962): An albino Short tailed shrew from Vermont. J. Mammalogy **43**, 424–425.
Zande, A. N. van (1976): Eeen albino bosspetsmuis in Meijendel. Lutra **18**, 61–62.

Adresse des auteurs: Dr. Roger Fons, Centre d'Ecologie Méditerranéenne, Laboratoire Arago F-66650 Banyuls-sur-Mer; Josette Catalan et françoise Poitevin, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Pl. E. Bataillon F-34060 Montpellier

A supernumerary bone in the pelvic girdle of the Domestic cat, *Felis silvestris* f. catus Linné, 1758

By I. Heráň and J. Porkert

National Museum (Natural History), Praha

Receipt of Ms. 8. 8. 1982

A case of an atypical formation of the pelvic girdle was stated accidentally in one of the specimens of the Domestic cat (*Felis silvestris* f. catus Linné, 1758), skeletized for the aims of school demonstrations in workshops of DIPRA Coop., Praha. The respective material of unstandardized animals had been delivered by the quarantine farm of laboratory animals VELAZ, Praha. No other data are known of the specimen in question excepting those given in the Table and excepting praesacral length of the vertebral column (370 mm).

Table 1

Measurements of pelvis and of bone described

pelvis	mm	bone	mm
length total	77.2	length total	15.8
length of ramus acetabularis ossis pubis	19.0	breadth of proximal (basal) end	4.0 × 2.4
length of symphysis	24.3	breadth of distal end	4.3 × 4.0
		breadth of middle part	2.3
		size of articulatory face	2.5 × 2.0

According to the measurements the specimen is considered to be an adult middle sized female (cf. Porkert 1968; Kratochvíl 1976).

The supernumerary element described here is an odd, stick-formed, 15.8 mm long bone. When found in situ, the bone articulated through an oval face on its basal end with a corresponding surface of 2.3 × 2.9 mm, situated on the right pubic bone at the distance of 10.5 mm from the cranial outside of symphysis. The articulation was stabilized by three ligaments which inserted at the acetabular branch of pubis. The position of the bone is shown in the figure.

There are two possible ways how to explain an origin of the respective element. According to its location and structural characters, the bone referred to can be considered

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4801-0001 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 122–123

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

with a high probability for an ossification in the tendon of a pelvic muscle (probably of musculus psoas minor), which is described in literature as myositis ossificans (myostosis according to KITT, cf. JOEST 1969). It occurs rather frequently in the cattle, horses, dogs and especially in pigs (NIEBERLE and COHRS 1954; JOEST 1969), being often caused by trauma.

On the other hand, however, certain morphological and topographical characters of the find suggest rather conspicuously also to a situation known in some recent species of marsupials, namely in those where so called external apophyses of marsupial bones are developed very markedly *(Phalanger, Phascolomis)*; in these species, the apophyses articulate with pubic bones practically in the same way as does the bone described. In spite of this fact as well as of some new finds of marsupial bones in Pantotheria and Multituberculata, which allow to reason on an occurrence of these bones also in certain mesozoic predecessors of placental mammals (cf. KIELAN-JAWOROWSKA 1975; HENKEL and KREBS 1977), the atavistic occurrence of prepubis seems to be highly unprobable in the Domestic cat.

The material described is deposited in anatomical collections of the Zoology Department, National Museum of Prague (coll. No. 25290).



Fig. 1. Pelvis of Domestic cat, coll. No. 25290, ventrolateral view (Photo I. HERÁŇ)

Acknowledgements

The best thanks of the authors are due to Prof. Dr. R. ČIHÁK and Prof. Dr. Z. ŠPINAR for their valuable comments to the present matter.

References

HENKEL, S.; KREBS, B. (1977): Der erste Fund eines Säugetierskelettes aus der Jura-Zeit. Umschau **77**, 217–218.

JOEST, E. (1969): Handbuch der speziellen pathologischen Anatomie der Haustiere. I. Bewegungsapparat. Berlin–Hamburg: Verlag Paul Parey.

KIELAN-JAWOROWSKA, Z. (1975): Possible occurrence of marsupial bones in Cretaceous eutherian mammals. Nature **255** (5511), 698–699.

KRATOCHVÍL, Z. (1976): Das Postkranialskelett der Wild- und Hauskatze (*Felis silvestris* und *F. lybica* f. catus). Acta Sc. Nat. Brno 10 (6), 1–43.

NIEBERLE, K.; COHRS, P. (1954): Lehrbuch der speziellen pathologischen Anatomie der Haustiere. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag.

PORKERT, J. (1968): Zur Variationsbreite einiger Schädelmasse der Hauskatze. Lynx **9**, 115–116. (in Czech with Engl. summary)

Authors' addresses: Dr. IVAN HERÁŇ CSc., Department of Zoology, National Museum, 115 79 Praha 1, Czechoslovakia; Dr. JAN PORKERT, Na Slupi 12, 128 00 Praha 2, Czechoslovakia

Social organization patterns of several Feral horse and Feral ass populations in Central Australia

By R. Hoffmann

Receipt of Ms. 23. 8. 1982

The family Equidae has been the subject of several studies in the last few decades with particular attention to their social organization, behaviour and ecology. In general, two different types of social organization are found in the Equid species:

In wild asses *(Equus hemionus, E. africanus)* and the Grevy's zebra *(E. grevyi)* adult solitary males occupy and defend territories (Klingel 1972, 1973). Groups of mares and their offspring as well as bachelors graze in these territories, but do not necessarily form groups with territorial stallions. Mares in estrous are almost exclusively bred by the occupant of the territory in which they graze. Mares temporarily form large groups with other mares and their offspring. In feral asses *(E. asinus)* mares and foals show similar patterns of social organization (Moehlman 1974); stallions are solitary, but not always territorial.

In other zebra species *(E. quagga, E. zebra)* as well as in unmanaged feral horse populations *(E. caballus)* stallions and mares form stable "harem" groups (Klingel 1969; Joubert 1972; Tyler 1972; Feist and McCullough 1976; Berger 1977; Hoffmann 1980; Rubenstein 1981). They are stable in their composition and usually consist of one adult male and several females with their young offspring. Young males form temporary bachelor groups until they reach maturity. Except for possibly one case (Rubenstein 1981) all studies report that groups are not territorial. They usually have overlapping home ranges and share resources.

From this it could be assumed that contrary to wild and feral asses and zebras, the social organization of feral horses appeared to be rather inflexible independently from their environment (from semi-desert to subtropical), population size, population dynamics and length of feral state.

Therefore in March and April 1980 I conducted a two month pilot study on several populations of feral horses and asses in the McDonell Ranges in Central Australia, 180–250 miles west of Alice Springs, supplementing a 5-year research project on the behaviour and ecology of a feral horse island population in North Carolina, USA (Hoffmann, in prep.). The studied animals were descendants of livestock which had become feral at least 40–60 years ago, and had not been hunted for the last 20 years (Park Service, pers. comm.). The adjacent, but not overlapping homeranges of the different populations centered around artificial waterholes or stretched along dry "river" beds with several tiny waterholes. The distance which the animals covered on their daily migration to waterholes varied between 5 and 10 km. Daily observations were conducted from sunrise until sunset, with breaks during the midday heat. All animals were identified by face patterns, sex, age class, skin and maene color, maene fall and length, and peculiar patterns. Location, group size and group composition, identity, and migration was recorded daily, behavior patterns and social interactions were recorded continously.

The total population size of the asses was N = 60, their sex ratio was 1:1. In general, the asses showed a "loose" social organization similar to other feral ass populations. Mare and foal units were the smallest group types, sometimes accompanied by other mares, yearlings

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4802-0124 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 124–126

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

and stallions. Stallions were not territorial. Mares in heat avoided other mare groups and were followed by all adult and subadult stallions of the population, which frequently fought over breeding access to the mare.

The social organization of the 80 horses in two horse populations was very different from any other horse population studied so far: In one intensively studied "sub"population (n = 28) only three groups had a stable group composition over the observation period: two "harem" groups and one "harem" group with two stallions, none of which appeared to be subdominant to the other. The other members of this "sub" group lived in stable mother and foal units, as single horses and in unstable bachelor groups.

In all 80 horses, the following types of organization were observed:

Table

Observed frequencies of different organization types in feral horses in Central Australia

Organization type	harem group	2 ♂ harem group	super* group	single ♂	single ♀	♀ and foal group	bach. group
frequency	3	2	2	3	2	6	3

* supergroup: more than 2 males and 2 females in one group

Neither was any of the males or groups territorial, nor did any of the groups have exclusive home ranges or preferrably stay around the mutually used waterhole. Based on estimates of the age distribution in foals and yearlings, no distinctive breeding season in both asses and horses could be observed or expected.

Although the presented data are few and preliminary, they clearly indicate that the social organization of the investigated horse populations shows more similarities to the social organization of the adjacent ass population and other feral ass populations than to the social organization of any other horse population. I therefore would like to assume that the social organization and spatial patterns in feral horses are a. more flexible than previously thought, and b. under similar environmental conditions, at least in feral asses and horses may converge into similar patterns to some degree, thus possibly indicating some environmental impact.

Acknowledgements

I would like to thank Renate Foerg for her help and encouragement throughout the project, and the CSIRO divisions of Darwin and Alice Springs as well as the Northern Territory Park Service for their logistical support and effort; without them the field studies would not have been possible.

This project was financed by a grant of the Graduiertenförderung der Universität Tübingen, West Germany, to Rolf Hoffmann.

Literature

Berger, J. (1977): Organizational systems and dominance in feral horses in the Grand Canyon. Behav. Ecol. Sociobiol. **2**, 131–146.

Feist, McCullough (1974): Behavior patterns and communication in feral horses. Z. Tierpsychologie **41**, 337–371.

Hoffmann, R. (1980): Soziale Strategien einer Population von verwilderten Pferden *(Equus caballus)* auf einer Insel in N. C., USA. Diplomarbeit, Universität Tübingen.

Joubert, E. (1972): Activity patterns shown by mountain zebra *(Equus zebra hartmannae)* in South West Africa with reference to climatic factors. Zool. Afric. **7**, 309–331.

Klingel, H. (1969): Reproduction in the plains zebra, *Equus burchelli boehmi*: Behavior and ecological factors. J. Repr. Fert. Suppl. **6**, 339–345.

Klingel, H. (1969): The social organization and population ecology of the plains zebra *(Equus quagga)*. Zool Afric. **4**, 249–263.

Klingel, H. (1972): Social behavior of African equidae. Zool. Afric. **7**, 175–186.

Klingel, H. (1972): Das Verhalten der Pferde (Eqidae). In Kükenthal/Krumbach, Handbuch der Zoologie VIII, 10. Teil, 1–68. Berlin: de Gruyter.

MOEHLMAN, P. (1979): Behavior and ecology of feral asses *(E. asinus)*. Ph. D. thesis Univ. of Winconsin.
RUBENSTEIN, P. (1981): Behavioral ecology of Island feral Horses. Equine vet. J. **13**, 27–34.
TYLER, S. (1972): The behaviour and social organization of the new forest ponies. Anim. Behav. Monog. **5**, 87–196.

Author's address: ROLF HOFFMANN, Abt. Verhaltensphysiologie, Universität Tübingen, Beim Kupferhammer 8, D-7400 Tübingen, FRG

BEKANNTMACHUNGEN

International Symposium on Systematics, Phylogeny and Evolutionary Ecology of African Vertebrates

The Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, Bonn, FRG celebrates its 50th anniversary in May 1984. During May 15–18, 1984 a symposium will be held covering a broad range of topics on African vertebrates (with special emphasis on reptiles and birds). A detailed program will be available in October 1983.

Participants are invited to present recent investigations on African taxa or taxonomic groups. Guests are also welcome. For details contact: Dr. Karl-L. Schuchmann, Dept. of Ornithology, Zoological Research Institute and Museum A. Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1, FRG.

Prof. Dr. G. NOBIS
Director

Fourth International Theriological Congress

The IV ITC will take place August 13–20 1985 on the campus of the University of Alberta in Edmonton. The purpose of this notice is to solicit names for a preliminary mailing list of potential participants, and to request comments and suggestions.

The names of all who attended any of the first three congresses will be placed on the provisional mailing list for IV ITC, but, if your address as listed in the Transactions of the Congress you attended is no longer correct, please send a current address.

If you have not attended any of the previous congresses but have any intention of coming to Edmonton in 1985 please send your name and address to the undersigned so that you will recieve the first mailing, probably early in 1983.

It is expected that IV ITC will follow the general format adopted at Helsinki. If you have comments or suggestions for improvement please pass them along. Finally, if you have suggestions for symposia or workshops or plenary speakers please pass them along too. We are particularly interested to hear from anyone with a burning desire to organize, or help to organize a symposium or workshop.

W. A. FULLER, IV ITC, P. O. Box 632, University of Alberta, Edmonton, T6G 2EO, Canada.

BUCHBESPRECHUNGEN

Baker, R. R.: **Migration paths through time and space.** London, Sidney, Auckland, Toronto: Hodder and Stoughton 1982. 248 pp., 98 Figs. £ 5,45

Das vorliegende Buch ist keine gekürzte Version der umfangreichen, 1978 erschienenen „Evolutionary Ecology of Animal Migration" des gleichen Autors (Besprechung Z. Säugetierk. **44**, 1979, S. 136), obwohl die meisten Abbildungen aus dem früheren Werk stammen. Vielmehr möchte es am Beispiel tierischer Wanderungen in eine Verhaltensforschung einführen, die nachhaltig ökologisch geprägt ist. Die Betrachtungsweise ist unkonventionell und verkehrt manche Grundanschauung geradezu in das Gegenteil des Gewohnten. So wird gezeigt, daß eine anthropomorphe Behandlung zu fruchtbaren Fragestellungen führen kann. Bei den Wirbeltieren und vielen Wirbellosen lassen sich Wanderungen weit einheitlicher deuten, wenn man dem Lernen der Topographie durch Exploration und der Fähigkeit, die Topographie im Gedächtnis zu speichern, besondere Bedeutung beimißt. So ziehen nach Baker junge Heringsmöwen im Herbst nicht auf Grund eines angeborenen Zugtriebes und einer genetisch fixierten Vorzugsrichtung nach Süden, sondern weil sie zunehmend weitere Explorationsflüge unternehmen. Die dabei gesammelten Erfahrungen veranlassen sie dann in den folgenden Jahren, günstige Überwinterungsgebiete aufzusuchen. Im Einklang damit steht eine Verschiebung der Überwinterungsgebiete parallel zu einem Temperaturwandel in England und die Feststellung, daß junge Heringsmöwen weiter wandern als adulte. Verständlich würden dann auch die guten Orientierungsleistungen der Brieftauben, deren Stammform Standvogel ist. Die bekannten Orientierungsleistungen über Gegenstände außerhalb der irdischen Topographie, über Sonne, Mond, Sterne, Erdmagnetfeld, Strömungsrichtung von Flüssen und den „Geruch" des Wassers sind danach Hilfsmittel zum Auffinden eines gewünschten Ortes. Damit werden die Erkundungswanderungen, die Ortsveränderungen in der Jugend, besonders wichtig.

Wenn Tiere vielfach die Landschaft wie der Mensch erkunden und verschiedene Orte im Gedächtnis vergleichen, wird ebenso eine Schranke zwischen Mensch und Tier beseitigt wie mit Untersuchungen, die eine Magnetfeldorientierung des Menschen recht glaubhaft erscheinen lassen.

Schon das Literaturverzeichnis, das nicht wenige Arbeiten aus den Jahren 1978 bis 1981 enthält, weist auf eine beträchtliche Fortentwicklung des Themas hin. Der Text ist gut gegliedert und verbindet die Kapitel ausgezeichnet. Die meist aus mehreren Diagrammen und Fotos oder Zeichnungen zusammengesetzten Abbildungen sind durch ausführliche Legenden erläutert und entlasten den Text, fördern also ebenfalls den inneren Zusammenhang. Luxus sind nur einige hübsche Fotos wohlbekannter Arten (z. B. Star, Kohlmeise, Rotkehlchen). Im übrigen bietet das Buch eine sehr geschlossene Darstellung tierischer Wanderungen, die die Vielfalt der Erscheinungen auch bei den Säugetieren erfaßt und die Gemeinsamkeiten überzeugend herausarbeitet. Über die Richtigkeit der Grundannahmen mag man zwar geteilter Meinung sein. Der Versuch, sie zu begründen, ist jedoch außerordentlich anregend, und die Fakten sind treffend und differenziert dargelegt.

J. Niethammer, Bonn

Chiarelli, A. B.; Corruccini, R. S. (eds.): **Advanced Views in Primate Biology.** Main lectures of the IIIth Congress of the International Primatological Society, Florence, 7.–12. July 1980. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1982. 266 pp., 25 figs., DM 98,–. ISBN 3-540-11092-5

Der dritte Band der Veröffentlichungen des VIII. internationalen Primatologenkongresses (1980) enthält im ersten Teil die Texte von 14 Hauptvorträgen, die auf Einladung gehalten wurden und in ihrer Gesamtheit einen Überblick über den Stand der Forschung auf aktuellen Gebieten ermöglichen sollen (146 S.). Der zweite Teil des Buches (117 S.) enthält Berichte und Zusammenfassungen von Spezialsymposien, die unmittelbar vor dem Kongreß an verschiedenen Orten in Italien abgehalten wurden.

Die außerordentliche Vielfalt der Themen vermittelt einen hervorragenden Einblick in den heutigen Status des Erreichten und demonstriert in eindrucksvoller Weise, daß die Beschäftigung mit einer Verwandtschaftsgruppe, die ein breites evolutives Spektrum umfaßt, fachübergreifendes Arbeiten begünstigt und neue Synthesen ermöglicht. Die Fülle der behandelten Themen kann hier nicht ausführlich besprochen werden. Es sei auf einige Schwerpunkte aufmerksam gemacht. Baba, Darga und Goodman berichten in einem umfassenden Referat über neue Ergebnisse der Molekulargenetik, Immunologie und Proteinforschung in Hinblick auf die Verwandtschaftsforschung. Montagna faßt die Ergebnisse seiner umfassenden Studien über Haut und Anhangsgebilde bei Primaten zusammen und erörtert die Spezialisation der menschlichen Haut. Mehrere Beiträge behandeln Fragen des

Sozialverhaltens, der Kommunikation und diskutieren die theoretischen Grundlagen und Möglichkeiten einer vergleichenden Psychobiologie von Tierprimaten und Mensch. Fragen des Artenschutzes und der Gefährdung finden Berücksichtigung (Primatenzentrum in Kenia, Rückgang der *Rhesus*-Populationen in Indien, Ökologie und Gefährdung des Taiwan-Makaken, Pläne für ein Programm, Schimpansen in einer Kolonie zu züchten).

Neue Funde miozäner Hominidae (Ciochon und Corruccini) zwingen zum Überdenken phylogenetischer Hypothesen. In kritischer und ausgewogener Weise diskutieren Vogel und Hausfater die Frage, ob Infanticid bei *Presbytis* eine regelmäßig vorkommende Fortpflanzungsstrategie ist oder nicht. Sevánez gibt eine Übersicht über neue Forschungen zu Karyologie, besonders des Studiums der Chromosomenbänder (7 geographisch getrennte *Aotus*-Populationen zeigen karyologische Differenzen; Unterschiede am Chromosom 2 bei Sumatra- und Borneo-Orangs). Weitere Vorträge behandeln Fragen der Hirnevolution, der Lokomotion, Werkzeuggebrauch unter natürlichen Bedingungen, Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane und Drogeneffekte.

Die Ausstattung des Bandes ist ausgezeichnet. Er dürfte in Anbetracht der Spannbreite des Inhaltes vielfach Interesse finden.

D. Starck, Frankfurt/M.

Eisentraut, M.: **Im Schatten des Mongo-ma-loba.** Bonn: Verlag Bernd Busse 1982. 241 S., 104 Farb- und 44 Schwarzweißfotos, 2 Farbtaf., 38 Zeichn. DM 48,–.

Auf sieben meist mehrmonatigen nach Westafrika führenden Expeditionen, deren letzte 1973 stattfand, hat der Verfasser zusammen mit europäischen und afrikanischen Begleitern die tropischen Niederungs- und Montanwälder bis hinauf zu den Bergsavannen und Kratergipfeln durchreist, um die Wirbeltierfauna, insbesondere die Säugetier- und Vogelwelt dieser Lebensräume, zu erforschen und kennenzulernen. Die wissenschaftliche Ausbeute der Sammelreisen war enorm. Zahlreiche neue Unterarten wurden beschrieben, manche Arten für dieses Gebiet zum ersten Male nachgewiesen und schließlich bis dahin noch unbekannte Tierarten entdeckt, so die nach dem Autor benannten *Crocidura eisentrauti* Heim de Balsac, 1968 und *Myosorex eisentrauti* Heim de Balsac, 1968. Die Forschungsergebnisse, die zur Lösung vor allem ökologisch-tiergeographischer Fragestellungen beitrugen, haben in zahlreichen wissenschaftlichen Veröffentlichungen ihren Niederschlag gefunden, zuletzt und zusammenfassend in dem Beitrag über „Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun". Das vorliegende Buch mit dem Untertitel „Tropisches Tierleben in Kamerun und auf der Insel Fernando Poo" wendet sich an einen breiteren Leserkreis. Es ist ein ganz persönlich gehaltener, nicht streng chronologisch abgefaßter, gelegentlich tagebuchartiger Reise- und Erlebnisbericht, in dessen Verlaufe nicht nur weit über 300 beobachtete und gefangene Amphibien-, Reptilien-, Vogel- und Säugetierarten erwähnt und teilweise in ihren Lebensgewohnheiten vorgestellt werden, sondern auch solche Schilderungen Platz finden, die von den Entbehrungen eines wochenlangen Zeltlebens berichten, von dem oft unerträglichen Klima feuchtheißer Tropenwälder, den Beschwernissen einer Besteigung des Mongo-ma-loba und anderer Berggipfel, von den Unbilden der Witterung und nicht zuletzt von den Belästigungen durch Sandfliegen, Treiberameisen und wilde Honigbienen. Aber auch die Schönheit der Landschaft wird gewürdigt und die Vielfalt der Vegetation, die von den sumpfartigen feuchtwarmen Niederungswäldern über die baumfarndurchsetzten und flechtenreichen Montanwälder bis hin zu den Bergsavannen und den im wesentlichen aus Moosen und Erdflechten bestehenden Pflanzengesellschaften der Geröllhalden in den Gipfelregionen reicht. In zahlreichen Farbfotos, Schwarzweißbildern und Zeichnungen werden Tiere, Pflanzen und Landschaften vorgestellt, in Bild und Wort die Angehörigen afrikanischer Stämme Westkameruns und der Insel Fernando Poo, ohne deren Hilfe als ständige Begleiter, als Dolmetscher oder Träger die oft in schwer zugängliche Gebiete führenden Expeditionen kaum möglich gewesen wären. Jedem, der als Forscher oder nur als Tourist jenen Teil Westafrikas kennenlernen möchte, den der Verfasser dieses Buches monatelang durchreist hat, kann die Lektüre dieses sachlich geschriebenen, dennoch aber vielfältige Eindrücke und Stimmungen vermittelnden Berichtes wärmstens empfohlen werden. Alle jene aber, die unter ähnlichen Bedingungen in anderen tropischen Gebieten Afrikas bereits vergleichbare Forschungsarbeit geleistet haben, werden sich in ihren Erfahrungen und Erlebnissen, in ihren Sorgen und Mühen durch die Schilderungen bestätigt finden. Eine Anmerkung sei zum Schluß noch erlaubt: Für den zoologischen Laien unter den Lesern mag es unerheblich sein, daß die Tierarten nur mit dem deutschen Namen benannt werden; dem Fachkundigen wäre aber wohl gedient, wenn im Text neben der deutschen auch die wissenschaftliche Benennung stünde einschließlich einer Zusammenstellung der Artnamen am Ende des Buches mit Hinweisen auf die jeweilige Erwähnung im Text.

H. Reichstein, Kiel

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 248,– DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 45,– DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Vol. 48 (3), 129–192, Juni 1983 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Prof. Dr. Dieter Kruska, Institut für Haustierkunde, Biologie-Zentrum, Neue Universität, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

Z. Säugetierkunde 48 (1983) 3, 129–192
InterCode: ZSAEA 7 48 (3), 129–192 (1983)

Mit einer Beilage des Gustav Fischer Verlages, Stuttgart

Development of locomotion and social behavior in infants of the fat-tailed dwarf lemur *(Cheirogaleus medius)*

By R. Hoffmann and Renate Foerg

Department of Zoology, Duke University, Duke University Primate Center, Durham, and Universität Tübingen, Abt. Verhaltensphysiologie

Receipt of Ms. 24. 8. 1982

Abstract

The development of locomotor activity and social behavior was observed in four *Cheirogaleus medius* infants from their first day of life until all patterns were fully developed (40th day of life) and until they entered their winter lethargy. These data were compared to the locomotor development of other prosimian species. The occurrence, frequency, and distribution of behavior patterns are discussed in relation to the winter lethargy.

Introduction

Cheirogaleus medius (Cheirogaleidae; Petter and Petter-Rousseaux 1979) belongs to one of the most primitive prosimian families. Except for Varecia and the Galaginae, they are the only prosimians that are nest breeders and whose mothers carry their infants with their mouths. Cheirogaleidae are strictly nocturnal and in the wild, *Cheirogaleus medius* apparently hibernate seasonally (Petter-Rousseaux 1980; Martin 1972). In captivity, they show a seasonal lethargy during which their locomotor activity is reduced by half (Foerg and Hoffmann 1982). During this period of lethargy their food intake and weight decrease significantly (Russel 1975). Their active season starts in spring; it includes the breeding season (40–50 days), gestation period (61 days), parturition, and early infancy (Foerg 1982). Depending on their time of birth, infants enter the winter lethargy (Sept.–Oct.) between their 6th and 16th week of life. In their winter lethargy, during their normally active period of the night, the animals rest in large groups in their nestboxes. The majority of their non-sleeping time during resting is spent in grooming (75 %), greeting (12 %) and play (10 %), whereas agonistic and submissive behavior contributes to only 3 % of their activity. Marking occurs only sporadically and no sexual behavior was observed (Foerg, unpubl. ethogram 1980). Infants are sexually mature and usually breed after their first winter lethargy (Foerg 1982).

It has only been recently that the first studies on the development of locomotion and behavior in prosimians have been published (Galago, Doyle 1979; Galago and slow loris, Ehrlich 1974; *Microcebus murinus*, Glatston 1979; Summary on maternal behavior in prosimians, Klopfer and Boskoff 1979). There has been no descriptive and quantitative study describing the early development of social behavior in prosimians in the wild or in captivity. Furthermore, it is not yet understood if and how factors such as a winter lethargy or hibernation may influence the early development and structure of social behavior in infant primates. We therefore describe and compare the development of locomotion and social behavior in *Cheirogaleus medius* infants from their first week of life until the onset of winter lethargy (10th week).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4803-0129 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 129–136

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Methods

Ethogram

The ethogram was obtained from observations of two groups of *Cheirogaleus medius* from October 1980 until December 1980. Each of the 11 animals of one group (family group) was observed for 1483 minutes (total: 271.8 *Cheirogaleus* hours) and each of the 4 animals of the other group for 478 minutes (total: 31.86 *Cheirogaleus* hours). The observation times were evenly distributed in both groups, both over the observation period (10/17/80 to 12/15/80) and over the daily activity phase.

Housing

All observations were conducted on individuals born and raised in captivity at the Duke University Primate Center (DUPC), Durham, North Carolina, USA. Normally *Cheirogaleus medius* are housed in large family groups; pregnant females are separated from their family just prior to parturition and housed in a smaller subunit of the large family cage system, usually providing at least 1 m^3 of space for mother and newborn infants. Every cage has several climbing poles, water and food trays, and a nestbox (30 × 20 × 20 cm).

All observations were conducted in the room where the animals are housed. Data collection began as soon as the animals appeared not to be disturbed by the presence of the observer. Since all observations were conducted in dim red light, the use of one-way mirrors or other devices that would allow remote observation was not feasible.

All *Cheirogaleus* at the DUPC are provided with artificial daylight and dim red light. The duration of day-night lengths is controlled by timers which are adjusted frequently to match outside conditions (36° N, 80° W). Humidity (70–80 %) and temperature (22°–27°) are kept constant throughout the year.

Subjects

During the first 10 weeks of observation, every mother was housed together with her infants (Groups 1–4, see figure). Magdalene's and Eunice's infants were observed from their second week of life until the end of the observation period. Both groups were reunited with an adult male in the 11th (Magdalene) and 13th (Eunice) week. The observations on Diaz' infant (Group 4) and Dorcas' infants (Group 1) were cancelled three weeks after their birth due to their deteriorating health.

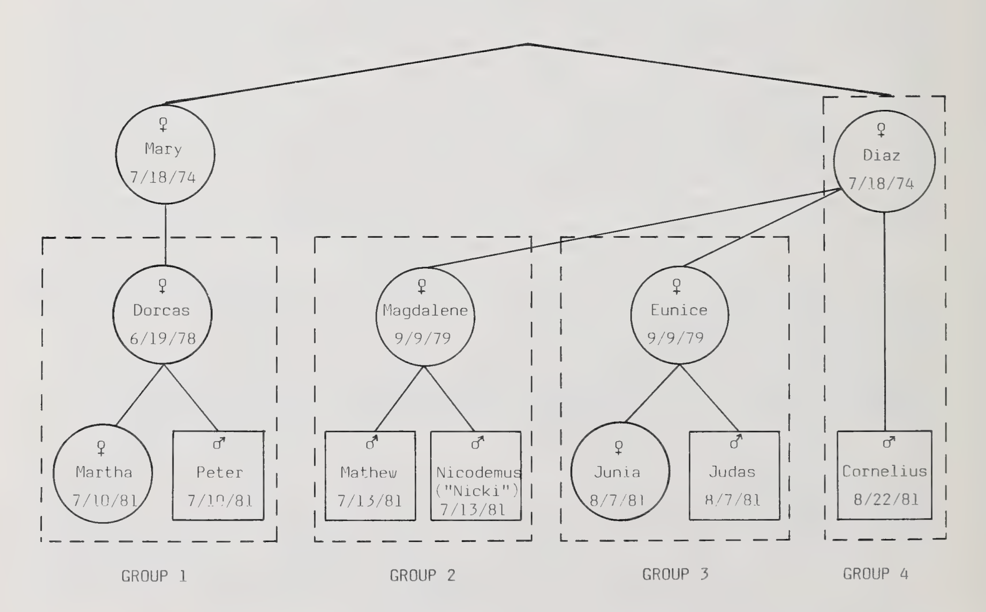


Fig. Group composition, sex, date of birth and origin of animals

Observations

The data to be discussed were derived from observations of: 1. Group 2: 2nd–11th week and 16th week of life of the infants, and 2. Group 3: 2nd–7th week and 13th week of life of the infants. During the last week of observation in both groups, the animals appeared to be well into their winterlethargy according to their overall activity and thus were not providing enough data for analyses of social interactions. Thereafter, observations were ended.

All animals were observed during their daily active period, usually during their second active phase when they were not eating. This phase occurs approx. 5–8 hours after the onset of darkness (Foerg and Hoffmann 1982). All activities and locations of animals were recorded for every animal in the group in 1 minute intervals over 10, 20, or 30 minute periods on checklists. Complex behavior patterns were dictated onto tape recorders and/or videotaped.

Group 3 was observed for a total of 2220 minutes (740 minutes/animal) and Group 2 for a total of 3600 minutes (1200 minutes/animal). The total observation time was evenly distributed over the study period for both groups. Locomotor activity of infants was recorded only over the first five weeks of development, i.e., until all patterns had developed.

Results

Early postnatal development

All infants (n = 7) were completely covered with fur when found a few hours after birth (2–6 hours) and had open eyes. Although newborns could not fully support their own body weight until their 6th day, they were able to crawl around in their nestbox. Several hours after birth, infants showed the ability to grasp and hold on to twigs and/or fingers, cage wire or poles, when put into their hand. They also were able to cling to the mother's fur. During the first week of life, the infants spent their entire time in the nestbox nursing and sleeping. Mothers left the nestbox only for food and water consumption. If disturbed by the observer, a mother would leave the nestbox carrying one of her infants with her in her mouth, holding the infant across its back close to the tail. This carrying behavior was observed to last up to 10 minutes, until the mother dropped the infant at a new place, usually a corner. Mothers initially remained with the dropped infant nursing it, and then returned to the other infant which had been left in the nestbox. The mother would sniff or shortly groom this infant and then return to the carried infant and become increasingly restless, running back and forth between both infants. At this point, observations were cancelled due to the mother's behavior. After the observer moved out of the mother's sight she would return the infant that had been removed back to the nestbox. While being carried, infants remained rigid, and after being dropped, would not leave that site. This behavior of mothers was observed only during the first four weeks of their infants' lives.

The first independent locomotor activity of the infants, not directed towards their mother, was crawling towards the nestbox exit and leaving the nestbox. This occured first on the 6th day in the female infant and on the 10th day in both infants of Magdalene. From this day on, infants increasingly left their nestbox, "explored" the environment, and returned to the nestbox. The infants started to chew on solid food between their 14th and 21st day, and lick on water bottles between the 27th and 39th day.

Until their 6th/7th week, the infants' defecation and urination was stimulated by their mother; she licked and groomed their ano-genital region until elimination occurred.

Development of locomotor behavior patterns

All active locomotor patterns used by adult *Cheirogaleus medius* were developed by the infants during the irst 40 days of their life. Crawling was observed first between the 6th and 16th day after birth, followed by climbing activity (13th–21st day), hopping (19th–39th day), more difficult climbing locomotion (20th–27th day), and at last, jumping

and running (27th–30th day). Except for "climbing pole", all locomotor activities occurred first in both infants in Eunice's group, Judas and Junia. They had shown all activity patterns within 21 days (6th–27th day), whereas Matthews and Nickis patterns not only appeared later but also their completion required 29 days.

Development of social behavior

The frequency of social activity/infant increased from 20 events/hour in the 3rd week to almost 35 events/hour in the 5th week, then decreased to an average of 28–30 events/hour from the 6th to the 9th week, and fell to an overall low of 10 events/hour in the 13th–16th weeks. The values for resting, evaluated as part of the total observed social behavior, indicate that resting in comparison to social behavior decreased from the 3rd to the 5th week, then increased again to an average level of 40 % of the total "activity" for the remainder of the observation period.

In two animals, every category of social behavior was observed during the observation period. The two other infants did not use agonistic behavior (Judas) or submissive behavior (Junia). Simple behavior patterns of marking, greeting, grooming, and play occured at least in two animals during the 3rd week of life, followed by agonistic and submissive behavior and eliminative rubbing. All categories, except eliminative rubbing and marking, appeared at least one week earlier in Eunice's group (Judas, Junia) than in Magdalene's group (see Table).

Table

First occurrence of social behavioral categories (weeks)

Category of behavior	First occurrence (week of life)			
	Judas ♂	Junia ♀	Matthew ♂	Nicki ♂
Marking	3	4	3	3
Greeting	3	3	4	4
Grooming (allomutual)	3	3	4	4
Play	3	3	4	5
Submission	5	–	6	6
Agonistic Beh.	–	5	9	7
Elim. Rubbing	13	7	6	6

Development of individual behavior patterns

Within 7 weeks (3rd to 10th week of life) most of the social behavior patterns of adult animals ($n = 26$) had appeared at least in some infants. Nursing as well as the various non-agonistic patterns of play behavior, grooming, and greeting together represented the majority of social interactions of infants during their first 10 weeks (91.3 %). Whereas nursing decreased steadily over time, the amount of play behavior rose during the first eight weeks to more than 50 % of the total social activity. Grooming and greeting, representing 15–20 % of the total social behavior over the first eight weeks, increased to 36 % in the 9th and 63 % in the 13th–16th weeks. The relative weekly frequency of submissive and agonistic behavior rose over the first 10 weeks, although constituting only 1.8 % of the total activity, and reached an average of 10.1 % in the 13th–16th weeks. Roughly two-thirds of the combined behavior had submissive character.

The relative frequency of marking behavior (licking, anogenital rubbing) in the first 10 weeks decreased in the 13th–16th weeks, whereas the relative frequency of adult elimination behavior with marking character (eliminative rubbing) increased over the last 5 weeks of the initial 10 week period ($\bar{x} = 3.5$ %) to 10.6 % in the 16th week.

Play behavior

Play behavior represented the majority of all social activities from the 4th to the 10th week of life in *Cheirogaleus* infants. Wrestling, batting and biting behavior appeared in the 3rd week; all other patterns (jump, jump against, tail play, mount), except for chase, were observed at least once in the 4th week. The first three observed playing behaviors also represented the major part of the total play behavior over the observation period (together 73 %).

In Eunice's group, the infants developed all but one playing pattern (chase) within two weeks (3rd–4th), whereas the complete development of patterns in Magdalene's group took four weeks. 76.5 % of the infants' play in Magdalene's group was mutually directed and 23.5 % involved the mother. In Eunice's group only 12.3 % of the total play/week was directed towards the mother. Mounting, mounting-thrusting, and jumping against were used as single behavior patterns and used more often with the mother than with the sibbling. In later stages of development, the other playing patterns were used to form complex repetitive playing sequences such as: wrestling → beating → wrestling → biting → chasing → wrestling → chasing (Matthew-Nicki, 7th week). The sequences in Eunice's group were simpler, usually showing only 2 or 3 individual patterns. Both mothers never initiated any playing behavior or sequence.

Greeting behavior

Both forms of greeting behavior (nose-nose and nose-anal greeting) used by adult *Cheirogaleus medius* were observed in all three infant males during the first 10 weeks of life. Two of the three males used nose-nose greeting earlier (3rd and 4th weeks) than nose-anal greeting (5th week). The third male, Judas, showed nose-anal greeting only after his 7th week. We did not observe nose-anal greeting in the female at all. Except for two instances between brothers, all nose-anal greetings were directed towards the mother and, in the 16th week, towards the adult male. Nose-nose greetings were directed both against sibblings and mothers.

Grooming behavior

From the 3rd to the 5th week, autogrooming was the dominant form of grooming in all four infants. During the 6th and 7th week, autogrooming decreased, and after the 8th week, only allo/mutual grooming was observed. During the 6th and 7th week, both infants in Eunice's group showed no autogrooming, and switched earlier to allomutual grooming than Magdalene's infants did.

Marking and eliminative behavior

Although simple elimination without rubbing was almost never observed in adults, two infants (Matthew and Nicki) urinated and defecated during their 9th and 10th week.

All forms of eliminative rubbing and marking behavior (urinating-rubbing, defecating-rubbing, and urinating-defecating-rubbing) were primarily executed on the ground and on horizontal cage poles. There appeared to be no visual or social stimuli for the initiation of either behavior in an animal, nor did a marking or rubbing infant seem to elicit any immediate reaction in any other animal. There also seemed to be no preferred spot on the ground for marking or rubbing; all areas were marked or rubbed with the same frequency.

Agonistic and submissive behavior

A total of four agonistic behavior patterns (adult *Cheirogaleus*: 5) and five submissive behavior patterns occurred during the observation period. Biting (agonistic) and flight

behavior (submissive), both the most intense patterns of agonistic and submissive behavior, were not observed in infants. 75 % of all recorded events in these categories had submissive character.

The earliest developed submissive behavior pattern was squeaking (5th week), followed by leaving and openmouth behavior (6th week), teeth blecking (8th week), and finally chatter (16th week).

During the first two weeks of it's occurrence, squeaking was directed entirely against the mother, usually when she approached the infant suddenly or accidentally bit it while trying to carry it. Later squeaking as well as leaving and teeth blecking was directed against the sibbling. Most of the chatter occurred while being attacked by the group male in the 16th week.

Discussion

Contrary to *Cheirogaleus medius* infants other Cheirogaleid infants (*C. major:* Petter-Rousseaux 1964; *Microcebus murinus:* Glatston 1979) are born with their eyes closed. Whereas *Lepilemur mustelinus* (Petter-Rousseaux 1964; Petter 1965; Jolly 1966) and *Lemur catta* (Petter-Rousseaux 1964; Petter 1965) infants are very active at their 3rd and 4th days, *C. medius* infants showed no activity other than sleeping and nursing until their 6th day (earliest observation of active crawling). Infant transport by the mother (mouth transport) was observed until the 30th day, *Galago senegalensis* infants are carried up to their 56th day (Doyle et al. 1969). Interestingly, in *C. medius* one particular infant was always carried first. Whether the preference of the female infant to be carried first was incidental or strategical is yet unanswered due to the small number of observed infants.

The first occurrence of eating solid foods and drinking water appeared to be within the range of Galago infants (Ehrlich 1974; Doyle 1979), but much earlier than in Lorisinae and Lemuridae (Doyle 1979).

The development of locomotor activities in *Cheirogaleus medius* showed the same sequence of development as *Microcebus murinus* (Glatston 1979), with arboreal locomotion (climbing) being "exercised" first, followed by hanging, hopping, running, and jumping. Most interestingly *Cheirogaleus medius* infants, who reach their adult weight in their 10th week of life (Foerg 1982), also developed almost all social behavior patterns within their first 10 weeks of life.

So far there seems to be no other prosimian species being able to almost completely develop their set of social behavior patterns so early in life (3rd–13th week) and within such a short time span. We furthermore assume that the beginning of winter lethargy, if indicated by decreasing activity and increasing rest, in Eunice's group may have resulted in a shorter time period available for the infants, both daily and over the weeks. We suppose that two reactions to this rather limited time span were apparent in Eunice's infants: They a. not only developed almost all behavior patterns earlier in life, but b. also over a shorter period. Behavior patterns that represented only a minor fraction of the time budget in adult *Cheirogaleus medius* during their winter lethargy (marking, agonistic, and submissive behavior), did either not occur in early infancy or were hardly used in Eunice's infants in comparison to Magdalene's infants. We therefore suggest that *Cherogaleus medius* infants may be able to strategically "budget" their social development: if they are born late seasonally, they use most social and locomotor behavior patterns relatively earlier in life than infants born early and they develop the same number of social, nonagonistic patterns in a shorter time period, before entering winter lethargy.

Unfortunately, most results were obtained from only four infants due to the high mortality rate in captivity. We realize that these results must be regarded tentatively and strongly urge that more research be done on the behavior and ecology of Cheirogaleids.

Acknowledgements

This study was financed by grants from the Deutscher Akademischer Austauschdienst and the Graduiertenförderung, Universität Tübingen to ROLF HOFFMANN, and by a grant from the Deutsche Forschungsgemeinschaft to Prof. Dr. K. SCHMIDT-KOENIG. We very much appreciate the valuable assistance and criticism of Prof. Dr. PETER KLOPFER and Prof. Dr. ELWYN L. SIMONS, who gave his permission to work with these valuable animals.

Zusammenfassung

Entwicklung lokomotorischer und sozialer Verhaltensweisen bei juvenilen Fettschwanzmakis (Cheirogaleus medius)

Bei vier Kindern des mittleren Katzenmakis *(Cheirogaleus medius)* traten innerhalb der ersten 10 Lebenswochen alle bei erwachsenen Tieren beobachteten lokomotorischen und fast alle sozialen Verhaltensweisen auf. Die Verhaltenskategorien Markieren, Kontaktaufnahme, soziale Körperpflege und Spielverhalten wurden zum erstenmal zwischen der dritten und vierten, agonistisches und Unterlegenheitsverhalten zwischen der fünften und neunten Woche beobachtet. Über den Beobachtungszeitraum hinweg nahm Spielverhalten den größten Teil des Gesamtverhaltens ein, agonistisches und Unterlegenheitsverhalten trat am wenigsten häufig auf. Die verschiedenen Verhaltensweisen einer Verhaltenskategorie, die bei erwachsenen Tieren zur gleichen Zeit beobachtet werden können, wurden bei Jungtieren mit unterschiedlicher Häufigkeit und sukzessiv auftretend zu verschiedenen Zeiten der Entwicklung beobachtet.

Gegen Ende September, 10 Wochen nach der Geburt der Kinder in Gruppe 2 und 7 Wochen nach der Geburt der Kinder in Gruppe 3, nahm die Gesamtaktivität bei allen Tieren ab und das Ruhen zu; dies zeigte den Beginn der Winterruhe an. Bei den Kindern der Gruppe 3 traten während der Entwicklungszeit fünf der insgesamt sieben Verhaltenskategorien mindestens eine Woche eher auf als in Gruppe 2, und die Ausübung einer bestimmten Verhaltensweise beschränkte sich auf einen kürzeren Zeitraum. Wir schließen daraus, daß Jungtiere von *Cheirogaleus medius* eventuell in der Lage sind, die Entwicklung ihrer Verhaltensweisen dem von der Geburt bis zum Eintritt in die Winterruhe zur Verfügung stehenden Zeitraum, unabhängig vom Zeitpunkt ihrer Geburt, anzupassen.

Literature

DOYLE, G. A. (1979): Development of behavior in prosimians with special reference to the lesser bushbaby, *Galago senegalensis moholi.* In: The Study of Prosimian Behavior. Ed. by G. A. DOYLE and R. D. MARTIN. New York, London: Academic Press.

DOYLE, G. A.; ANDERSON, A.; BEARDER, S. K. (1969): Maternal behavior in the lesser bushbaby *(Galago senegalensis moholi)* under semi-natural conditions. Folia Primatol. **11**, 215–238.

EHRLICH, A. (1974): Infant development in two prosimian species: greater galago and slow loris. Development Psychobiology **7**, 439–454.

FOERG, R. (1982): Reproduction in *Cheirogaleus medius.* Folia Primatol. **39**, 49–62.

FOERG, R.; HOFFMANN, R. (1982): Seasonal and daily activity changes in captive *Cheirogaleus medius.* Folia Primatol. **38**, 259–268.

GLATSTON, A. R. H. (1979): Reproduction and behavior of the lesser mouse lemur *(Microcebus murinus* Miller, 1977) in captivity. Unpubl. Ph. D. Thesis, Univ. College, Univ. London.

JOLLY, A. (1966): Lemur Behavior: A Madagascar Field Study. Chicago: Univ. Chicago Press.

KLOPFER, P. H.; BOSKOFF, K. J. (1979): Maternal behavior in prosimians. In: The Study of Prosimian Behavior. Ed. by G. A. DOYLE and R. D. MARTIN. New York, London: Academic Press. 123–156.

MARTIN, R. D. (1972): A preliminary field-study of the lesser mouse lemur *Microcebus murinus* Miller, 1977. Fortschritte der Verhaltensforschung **9**, 43–89.

PETTER, J. J. (1965): The lemurs of Madagascar. In: Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes. Ed. by I. DEVORE. New York: Holt. 292–319.

PETTER, J. J.; PETTER-ROUSSEAUX, A. (1979): Classification of the prosimians. In: The Study of Prosimian Behavior. Ed. by G. A. DOYLE and R. D. MARTIN. New York, London: Academic Press. 1–44.

PETTER-ROUSSEAUX, A. (1964): Reproductive physiology in the Lemuroidea. In: Evolutionary and Genetic Biology of Primates. Ed. by J. BUETTNER-JANUSCH. New York, London: Academic Press. Vol. **2**, 91–132.

PETTER-ROUSSEAUX, A. (1980): Seasonal activity rhythms, reproduction and body weight variations in five sympatric nocturnal prosimians in simulated light and climatic conditions. In: Nocturnal Malagasy Primates. Ed. by CHARLES DOMINIQUE, COOPER, HLADIK, A., HLADIK, C. M., PAGES, PARIENTE, PETTER-ROUSSEAUX, PETTER, and SCHILLING. New York, London: Academic Press. 137–152.

Russell, R. J. (1975): Body temperatures and behavior of captive Cheirogaleids. In: Lemur Biology. Ed. by I. Tattersall and R. Sussman. London: Plenum Press. 193–206.

Authors' address: Rolf Hoffmann, Renate Foerg, Zoologisches Institut, Universität Karlsruhe, Postfach 6380, D-7500 Karlsruhe 1

Parturition and related behavior in wild American beavers *(Castor canadensis)*

By Françoise Patenaude and J. Bovet

Département de Biologie de l'Université Laval, Québec

Receipt of Ms. 25. 11. 1982

Abstract

Parturition in a family of wild American beavers *(Castor canadensis)* was observed in their natural lodge in two consecutive years. Behavioral and/or morphological characteristics of eight neonates, five yearlings and an adult pair before and during parturition are described and compared with analogous data gathered by other authors on captive beavers. It is shown that while beavers, with respect to parturition, definitely have many traits that are typical of precociality, they also possess a number of characteristics akin to altriciality, both in behavior and morphology.

Introduction

Speaking about Eutherians in her Ethology of Mammals, R. F. Ewer (1968) stated: "In general, if the adult normally occupies a protected lair or burrow, the young are altricial; if there is no such home and the limbs are not adapted to constructing one to cope with the special needs of the young, then they must needs be precocial. This correlation is shown very clearly in the rodents" (p. 245). Beavers, both the American *(Castor canadensis)* and the European *(C. fiber)* species are noticeable exceptions to that rule. According to all accounts found in the literature (references in Djoshkin and Safonow 1972; Jenkins and Busher 1979), beaver kits are born hairy and toothed, and their eyes open at most a few hours after birth: in these respects, they are precocial animals. However, they are born in their parents' protected home (e.g., the beaver lodge), in which they normally remain absolutely confined for 4–5 weeks: in this respect, they are literally "nidicolous" animals, in spite of their precociality. Exceptions are often very useful for understanding general rules. Considering the various correlates of altriciality and precociality (Dieterlen 1963; Ewer 1968), the behavioral study of parturition and ontogeny in beavers might contribute to a better characterization of these strategies in mammals.

The present paper deals with parturition. Incidental indications on behavior related to parturition in beavers are found in Grey Owl (1935), Wilsson (1971), Hirai (1975), Richards (1977), Doboszynska and Zurowski (1982). Shadle (1930) and Hediger (1970) have produced more substantial accounts on the topic. All these papers deal with captive or semi-captive individuals, and the question arises of possible "forcing" effects of keeping conditions on behavior (e.g., nest building or fitting, presence or absence of conspecifics with the mother and her kits, movements of neonates, etc.). The objectives of this paper are to present the results of observations made on parturition in wild American

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4803-0136 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 136–145

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

beavers, to compare them with observations published by other authors on captive or semi-captive beavers, and to clarify what behavioral characters related to parturition in this "exceptional" genus are altricial or precocial.

For a better understanding of the context in which parturition occurs in the American beaver, the following should be known (references in Djoshkin and Safonow 1972; Jenkins and Busher 1979). Generally speaking, adult beavers form perennial pairs that produce one yearly litter of 3–4 kits. Copulation occurs in January or February, parturition in May. Young beavers stay with their parents until they are about 23 months old, at which time they disperse to form new pairs. Beavers thus live in familial social units that consist of an adult pair and, possibly, one or two successive litters. They all occupy a familial nest that often consists of a typical lodge with underwater entrances.

Material and methods

The observations reported in this paper were made during an intensive research on the behavior of wild beavers, carried out in Gatineau Park, Quebec, Canada (45° 35′ N, 76° 00′ W). Among others, one family was studied continually from June 1976 through September 1978 for a total of 857 hours of observation, and two parturitions were observed in this family on May 26, 1977 and May 19, 1978. Composition of the family on these two days is shown in the Table. The 1977 parturition occurred in the lodge the family inhabited from August 1976 to October 1977, adjacent to the bank of a small isolated, 6 ha lake. The 1978 parturition occurred in another lodge the family had moved into in October 1977, 26 m off the shore of the same lake and 100 m from the first lodge.

Table

Composition of the beaver family on parturition days

Date	Adults		Yearlings	Kits
	♀	♂		
May 26, 1977	A	B	C, D	E, F, G, H
May 19, 1978	A	B	E, F, G	I, J, K, L

Prepartum activities as well as parturitions were observed with a special device described by Patenaude-Pilote et al. (1980), allowing direct observations, video-recording and photographing of the beavers inside their lodge. In 1977, between April 1st and parturition day, we made 65.7 hours of observation over 42 days inside the lodge (including 11.0 hours on parturition day itself). In 1978, in an attempt to avoid the disturbances to the female caused by the observer's presence, observations were discontinued in April; from May 1st till May 18, they were limited to a total of 4.1 hours, consisting mostly of short daily sessions; they were carried out for 8.2 hours on parturition day (May 19). The adult female, the adult male, the yearlings and the neonates could be easily identified as such, but individual young of a given age could not always be reliably distinguished from each other, and their sex could not be determined. The presence of many beavers (3 to 8 at a time) inside the small room of the lodge during parturitions, and their brief lived and varied activities made it often difficult to record the exact time and duration of each behavior.

Information on the ossification stage of beaver kits at birth was obtained from radiographs made of four fetuses removed from a gravid female killed by a trapper on May 29, 1980 in Laurentides Park (north of Quebec City). According to their weight (550, 532, 508 and 496 g), and the state of their hair and teeth, they were certainly full-term.

Results

During the weeks preceding parturition

In 1977, from April 14 until the day before parturition, the female consistently avoided staying in the lodge when observations were carried out: she would not enter the lodge as long as the observer was present, or would leave it whenever the observer approached the

observation device, if she happened to be inside at that time. Yearling C, who used to stay with its mother at all times, had the same behavior. As a result, most observations made in the lodge between the middle of April and parturition day in 1977 concern only the male and yearling D. In 1978, however, neither the female nor any other member of the family appeared to be disturbed by the observer's limited presence during the weeks preceding parturition. All beavers could then be regularly seen in the lodge.

Besides the fearful reactions to the observer displayed by the female in 1977, the only activities of this period in both years that were clearly different from the standard year-round routine concerned a peculiar type of fitting-up of the lodge's inner part. In both years, this involved a scraping away of lateral walls of the room, performed with incisors and hands resulting in an increase of its diameter from 130 to 160 cm (thus an increase of about 50 % in surface area). The roof and floor remained untouched. First signs of this activity were observed 52 days before the 1977 parturition, but only 8 days before the 1978 one. In 1978, both adults and each of the three yearlings were seen engaged in it. In 1977, only the male and yearling D were seen scraping the wall. The female and yearling C might have been involved in the observer's absence. In both years, the floor of the room was found covered with fresh herbs two days before parturition. We consider this and the scraping of the wall as parts of prepartum behavior, since we observed them shortly before parturition in another colony, but never in lodges occupied by a non-reproductive pair or a lone individual.

The 24 hours before parturition

On May 25, 1977, at 10.32 (E.S.T.), the female entered the lodge while an observer was "on duty", stayed for 8 minutes and left. Later on that day, observations were carried out from 15.25 to 17.30, and from 19.50 to 20.45. The female was in the lodge at 15.25 and left only 1 hour and 45 minutes later; she was also there at 19.50 and had not left by the end of observations. During her stays in the lodge, she was extremely restless (compared to her own behavior after parturition, as well as to the behavior of other, non-parturient females): she would engage in series of alternating bouts of walking, grooming or resting, each a few seconds in duration. At 16.31, she had some sudden, jerky vertical movements of the tail, similar to those observed the next day in conjunction with contractions associated with deliveries. When observations resumed on May 26 at 05.15, the female was and remained in the lodge with the male and yearling D. Except for a bout of mutual grooming with the male at 06.29, she appeared rather sleepy until 09.10, when the parturition process was initiated by a series of abdominal contractions.

In 1978, on May 18 as well as in the morning of May 19 (parturition day), nothing peculiar in the behavior of the female or of any of the other four beavers was suggestive of an approaching parturition, except for three sudden jerks of the female's tail at 09.58 (May 19), similar to those observed in 1977 18 hours before parturition. Everything was then so quiet in the lodge that the observer left at 10.30, convinced that nothing would happen the same day. When observations resumed at 15.00, two kits were already born . . .

During and after parturition

Four kits were born each year. Five births occurred during observation periods: numbers 1, 3 and 4 in 1977; numbers 3 and 4 in 1978. The chronology of events observed in 1977 and 1978 is shown in Figs. 1 and 2, respectively. These events are described and commented upon below.

Female's behavior

The abdominal contractions were wave-like processes occurring in series, each "wave" lasting about 2–3 sec. They were often accompanied by jerky movements of the tail. While

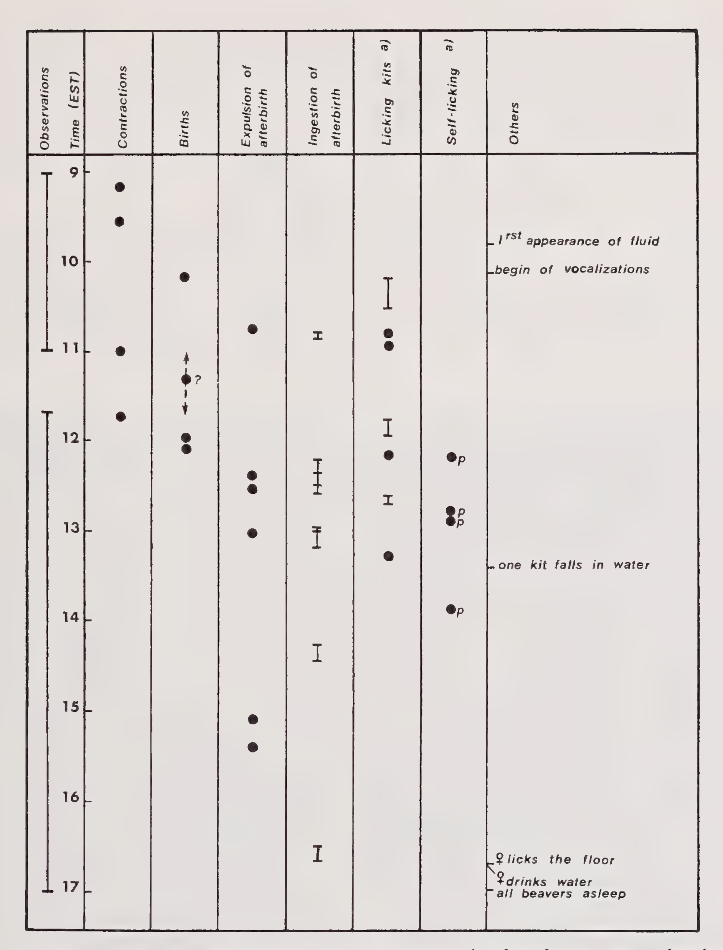


Fig. 1. Major events observed on May 26, 1977. Notes: a) by female; p = pseudo-cloacal area

they occurred, the female was observed in any one of the following positions: lying on the side, the back or the belly, sitting on the haunches, standing on all fours, or curled-up.

In 1977, the first birth was preceded by the female emitting a peculiar moo-like vocalization (heard in that instance only throughout the entire study) and a series of strong and low-pitched whines, which appeared to catch the attention of the male and yearling D (see following section). The first birth of 1978 was not observed. For each of the five births observed, the female adopted the following typical posture: sitting up with the tail stretched forward, head bent down toward the pseudo-cloaca, back arched. At most a few seconds elapsed between the female's assuming this posture and the complete expulsion of the young on the mother's tail. The female never used her hands or teeth in the process. On the two instances that we could clearly see the young emerging from the birth canal, it was head first. The umbilical cord ruptured at expulsion time in all cases. Only one young kept a 3 cm piece of cord still attached, which was eaten 4 hours later by the female.

The afterbirth (composed of placentae, amniotic and chorionic membranes and a large amount of fluid: Kristal 1980), was expelled in numerous parts between and after expulsions of fetuses. During expulsion of parts of afterbirth, including fluid alone, the female's posture and behavior were similar to those displayed while giving birth, except

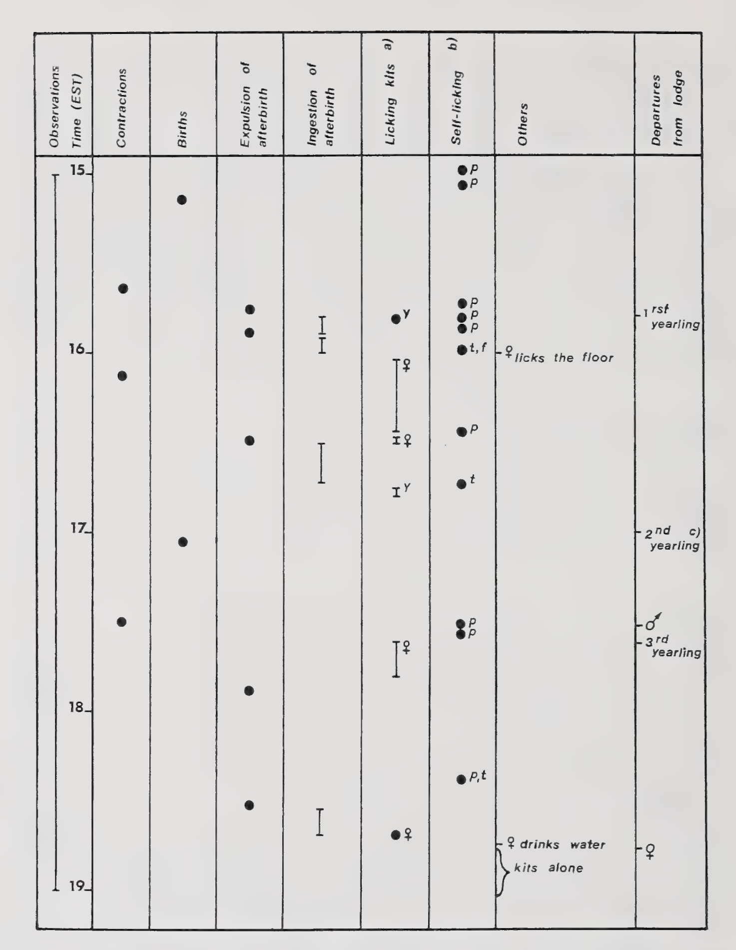


Fig. 2. Major events observed on May 19, 1978. Notes: a) by female (♀) or yearling (Y). b) by female; p = pseudo-cloacal area, t = tail, f = frontpaw. c) final departure: see text

that she made occasional use of her teeth and/or hands to extract fragments from her pseudo-cloaca. The female slowly ate all the pieces of afterbirth (Fig. 3), not necessarily immediately after their expulsion, and was seen on one occasion retching while doing this. In both years, she was seen drinking from the waterhole in the lodge, a few minutes after eating the last piece. This is noteworthy, since these were the only two instances in 819 hours of observation in various lodges throughout the general study that we have seen a beaver drinking water.

During the parturition process, the female spent considerable amounts of time in licking activities (see Figs. 1 and 2). Between births and/or expulsions of afterbirth, she often licked her pseudo-cloacal area. She also consistently licked her kits, either singly or all of them at a time, with no indication that any particular body area was more intensely treated than another. After ingesting a piece of afterbirth, she would thoroughly lick the floor, various parts of her own body and the neonates soiled with blood or fluids. It should be noted that virtually all of the licking behavior that we observed throughout our general study was performed by the female on parturition days (Patenaude and Bovet, in prep.).

In addition to the activities described above, the female displayed many other behaviors

that were part of her standard, non-parturient repertoire, such as self grooming, mutual grooming, feeding, wood-stripping, various types of vocalizations, sharpening teeth against each other, resting, dozing or sleeping. Compared to their displays in everday life, these activities were all brief suggesting restlessness in the female.

Male's and yearlings' behavior

In both years, the male and one yearling attended the whole process, forming with the female a triangular pen (Fig. 4) that enclosed the neonates. Yearling C was not seen at all in the lodge on the 1977 parturition day. By contrast, the two 1978 yearlings that were not part of the triangle remained in the lodge near the water hole, sleeping and grooming, until they left between the third and fourth births.



Fig. 3 (left). The female eats placenta while a kit makes unsuccessful attempts to suck. – *Fig. 4 (right).* The triangular pen. *Top right*: the female, licking a kit (in the center); *top left*: the yearling; *bottom*: the male

In 1977, formation of the triangle appeared to be a response to the moo-like vocalization of the female (see above). In 1978, it occurred in the observer's absence. Besides keeping the triangle closed (which presumably has a role in neonates' thermoregulation and protection), the male and a yearling exhibited behavior related to the kits. In 1977, after a neonate had managed to escape from the triangle and to fall into the water, the male got up, approached the water hole and then returned to his initial position once the kit had come back by itself. In 1978, the yearling licked the neonates on two occasions (Fig. 2).

Neonates' physical aspect and behavior

At delivery time, all young were covered with a dense, reddish-brown fur. Eyes were slightly open, incisors partially erupted and still covered with a thin membrane. Eyes were completely opened 2–4 hours after birth. Judging "by eye" (as well as from photographs), the neonates' size conformed to the standards found in the literature (see JENKINS and BUSHER 1979).

Within seconds from birth, kits began emitting sharp cries and whines and remained very vocal for the rest of the day. They also began to walk and climb with, at first, a certain lack of coordination. From their birth until the end of observation (see Figs. 1 and 2) many movements appeared to be attempts at reaching a nipple of the mother. They remained unsuccessful, however, because of the varied activities of the female (grooming, placentophagia, feeding, wood-stripping, etc.) in which she would not keep the appropriate posture for suckling (Fig. 3). First observation of effective sucking was made only later in the evening (at 20.50 in 1977 and at 20.30 in 1978). The kit that fell in the water hole was at most 3 hours old when this happened (Fig. 1). Whining, it swam for about 5 sec and climbed back to its siblings.

The radiographs of four full-term fetuses revealed a rudimentary stage of ossification. In the appendicular skeleton in particular, only the diaphysal part of the long bones was ossified. No ossification was found in the carpalia and, among tarsalia, only the calcaneum and astragalus exhibited some. This fully confirms the findings made by SCHINZ (1965) on a stillborn American beaver (see also photograph in HEDIGER 1970).

Movements into and out of lodge

In 1977, all seven beavers that attended parturition (female, male, yearling D and kits) fell asleep shortly before 17.00, at which time the observer left. When observations resumed at 19.50, only the male and the kits were in the lodge. The female reentered at 20.45. At 20.50, effective suckling was observed for the first time. Observations ended at 21.10, with both adults and the four kits but no yearlings in the lodge.

In 1978, one of the two yearlings that were not part of the protective triangle left the lodge at 15.48. The other followed soon after, returned, left and returned again and finally left without imminent return at 17.01. All these movements occurred between the third and fourth births, in a manner and at a time of day that were typical of normal daily routine at this time of year. The male left the lodge at 17.35, followed soon after by the yearling that was part of the triangle. The female then stayed alone with the kits for one more hour and left at 18.48, immediately after drinking water. Observations were then interrupted at 19.00 with the four kits alone in the lodge, sleeping since the female's departure. When observations resumed at 20.30, the female was nursing the kits with no other beaver present in the lodge. She left at 21.25 and, after 10 min of whining, the kits fell asleep. None of the older beavers reentered the lodge until the end of observation (22.55). However, they could be heard very close to the lodge, with many whines and hissings as well as occasional tail slaps. This was unusual behavior.

Discussion

In as far as they are comparable, our observations generally confirm and/or complete HEDIGER's (1970) findings, as well as the unpublished account of a parturition occurring in a bank-burrow observed by E. F. OERTLI (pers. comm.) on wild beavers in Western Canada. All stress the presence of the male and, facultatively, that of other members of the family in the nest during parturition. They feature the high amount of licking behavior displayed mostly by the female, both on herself and on the neonates. Also common to all

three sets of observations are the extreme rapidity of deliveries proper, the variability in interbirth intervals, the overall duration of the process and the expulsion of afterbirth in several fragments, which might reflect the structure of the uterus and the type of placentation in beavers (Fischer 1971; Gienc and Doboszynska 1972; Doboszynska 1978). Our observations, supported by Oertli's report, diverge from Hediger's with respect to the male's behavior: we found him to essentially play the passive role of a "pen-fence", with no attempts to eat placenta, lick the young or push them towards the female's teats. On the other hand, our observations have produced data on nest building or fitting activities related to parturition that fit well in the general features outlined above. With respect to placentophagia, it should be mentioned that our observations do not warrant, for beavers, the terms "avidity" or "enthusiasm" that have been used by Ewer (1968) and Kristal (1980) to characterize this behavior. Our female did eat placenta, but appeared to do it with some reluctance (see also Shadle 1930).

Generally speaking, Hystricomorphs are considered as typically precocial rodents, and Myomorphs or Sciurids as typically altricial. Establishing a distinction between precocial and altricial patterns related to parturition in beavers on the basis of a comparison with each of these types presents two kinds of difficulties. First, the accounts of parturition in either types are often fragmentary and/or possibly biased by keeping conditions. Second, there is some variability within a type: some Hystricomorphs are more precocial than others (Kleiman 1974), and the degree of altriciality is also variable among Myomorphs and Sciurids, a few species being even truly precocial (*Acomys cahirinus* and *A. russatus*: Dieterlen 1962; Porter and Doane 1978). Keeping this in mind, the following comments on precocial or altricial traits in beaver parturition are based on comparisons between our own observations and selected appropriate reports on either Hystricomorphs (Rood 1972; Kleiman 1972, 1974; Fulk 1976; Dubost and Genest 1974; Galef and Clark 1976) or Myomorphs (Rosenblatt and Lehrman 1963; King 1963; Ewer 1967; Blass and Teicher 1980) or Sciuromorphs (Cramblet and Ridenhour 1956; Prescott 1979). The physical external aspect of beaver neonates is typically precocial, and they display all major locomotory patterns, except diving, within a few minutes or at most hours from birth. Other traits that seem to be part of the precociality syndrom are the absence of licking aimed at the nipples (see Blass and Teicher 1980), the fact that the female does not isolate herself from the regular social group, and the direct contact of the neonates with older individuals other than the dam. On the other hand, the following could be considered akin to the altricial syndrome: the delivery posture with fetuses dropped in front of the mother (see Kleiman 1972), the fact that parturition occurs in the regular familial nest, and the prepartum nest-fitting activities. In addition, the degree of ossification at birth is typically altricial, being identical to that found in newborn mice *(Mus musculus)* or rats *(Rattus norvegicus)* and much less advanced than in newborn Guinea pigs *(Cavia porcellus)* (Curgy 1965). It should be noted that the altricial delivery posture might be imposed by the narrow space between floor and roof, and/or by the need to protect the fetus from falling into water at birth. Prepartum nest-fitting activities are definitely common in the altricial syndrome, yet are also present in a few precocial species. For instance, Fulk (1976) described in *Octodon degus* a prepartum transport of grass into burrows performed by both females and males. Interestingly, this species is in other respects less precocial than other Hystricomorphs (Kleiman 1974). Concerning the "altricial" degree of ossification, it is perhaps related to the confinement of the kits in the lodge for 4–5 weeks (see Patenaude on ontogeny, in prep.). It is of comparative interest that hare neonates (genus *Lepus*), that are considered as definitely precocial animals (Bourlière 1951), have the same rudimentary state of ossification as their typically altricial relative, the rabbit *(Oryctolagus cuniculus)* (Petri 1935, cited by Curgy 1965).

It appears therefore impossible to assess beaver parturition and related phenomena as a whole to either term of the antinomy precociality vs. altriciality. Rather, they are

characterized by a complex mosaic of elements that belong to either one or the other category.

Acknowledgements

This research was supported by Natural Science and Engineering Research Council of Canada (operating grant A-6639 to J. B.) and by grants-in-aid received by F. P. from National Research Council of Canada, Ministère de l'Education du Québec and Société zoologique de Québec. We are grateful to P. Dulude and L. Cossette for assistance in the field; B. Napert for taking the radiographs; the staff of Gatineau Park for logistic facilities; and Drs C. Barrette and J. Dodson for comments on the manuscript. F. P. also thanks her husband, Serge Pilote, for his collaboration and understanding.

Zusammenfassung

Die Geburt bei freilebenden Kanadabibern (Castor canadensis)

In zwei aufeinanderfolgenden Jahren wurde bei einer Familie freilebender Kanadabiber *(Castor canadensis)* die Geburt in der Burg beobachtet. Das Verhalten der Familienangehörigen, der Eltern, der insgesamt fünf Einjährigen und acht Neugeborenen, vor und während der Geburt und die Morphologie der Neugeborenen werden beschrieben und mit den bei Bibern in Gefangenschaft gewonnenen Beobachtungen verglichen. In Verhalten und Morphologie vereinen Biber Merkmale, die teils für Nesthocker, teils für Nestflüchter bezeichnend sind. Die Biber können daher keinem der beiden Typen vorbehaltlos zugeordnet werden.

References

Blass, E. M.; Teicher, M. H. (1980): Suckling. Science **210**, 15–22.

Bourlière, F. (1951): Vie et moeurs des mammifères. Paris: Payot.

Cramblet, H. M.; Ridenhour, R. L. (1956): Parturition in *Aplodontia.* J. Mammalogy **37**, 87–90.

Curgy, J. J. (1965): Apparition et soudure des points d'ossification des membres chez les mammifères. Mém. Mus. nat. Hist. nat. A Zool. **32**, 173–307.

Dieterlen, F. (1962): Geburt und Geburtshilfe bei der Stachelmaus *Acomys cahirinus.* Z. Tierpsychol. **19**, 191–222.

— (1963): Vergleichende Untersuchungen zur Ontogenese von Stachelmaus *(Acomys)* und Wanderratte *(Rattus norvegicus).* Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchter-Problem bei Nagetieren. Z. Säugetierkunde **28**, 193–227.

Djoshkin, W. W.; Safonow, W. G. (1972): Die Biber der alten und neuen Welt. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen.

Doboszynska, T. (1978): Histomorphology of the female reproductive system of the European beaver. Acta theriol. **23**, 99–126.

Doboszynska, T.; Zurowski, W. (1982): Reproduction of the European beaver. Acta Zool. Fennica (in press).

Dubost, G.; Genest, H. (1974): Le comportement social d'une colonie de maras *Dolichotis patagonum* Z. dans le Parc de Branféré. Z. Tierpsychol. **35**, 225–302.

Ewer, R. F. (1967): The behaviour of the African giant rat (*Cricetomys gambianus* Waterhouse). Z. Tierpsychol. **24**, 6–79.

— (1968): Ethology of mammals. London: Logos Press.

Fischer, T. V. (1971): Placentation in the American beaver *(Castor canadensis).* Am. J. Anat. **131**, 159–184.

Fulk, G.W. (1976): Notes on the activity, reproduction, and social behavior of *Octodon degus.* J. Mammalogy **57**, 495–505.

Galef, B. G. Jr.; Clark, M. M. (1976): Non-nurturent functions of mother-young interaction in the agouti *(Dasyprocta punctata).* Behav. Biol. **17**, 255–262.

Gienc, J.; Doboszynska, T. (1972): Macromorphological description of the genital organs of the female beaver. Acta theriol. **17**, 399–406.

Grey Owl (1935): Pilgrims of the wild. New York: Chas. Schribner's Sons.

Hediger, H. (1970): Zum Fortpflanzungsverhalten des Kanadischen Bibers *(Castor fiber canadensis).* Forma Functio **2**, 336–351.

Hirai, N. (1975): (Breeding of American beaver). (Animals and Zoos) **27**, 6–9. (In Japanese.)

Jenkins, S. H.; Busher, P. E. (1979): *Castor canadensis.* Mammalian Species **120**, 1–8.

King, J. A. (1963). Maternal behavior in *Peromyscus.* In: Maternal behavior in mammals. Ed. by H. L. Rheingold. New York: John Wiley. 58–93.

Kleiman, D. G. (1972): Maternal behavior of the green acouchi (*Myoprocta pratti* Pocock) a South American caviomorph rodent. Behaviour **43**, 48–84.

— (1974): Patterns of behaviour in Hystricomorph rodents. Symp. Zool. Soc. London **34**, 171–209.

Kristal, M. B. (1980): Placentophagia: A biobehavioral enigma (or De gustibus non disputandum est). Neurosc. Beh. Rev. **4**, 141–150.
Patenaude-Pilote, F. ; Oertli, E. F.; Bovet, J. (1980): A device for observing wild beavers in their lodge. Can. J. Zool. **58**, 1210–1212.
Petri, C. (1935): Die Skelettentwicklung beim Meerschwein zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Skelettentwicklung der Säuger. Vjschr. Naturf. Ges. Zürich **80**, 157–240.
Porter, R. H.; Doane, H. M. (1978): Studies of maternal behavior in spiny mice *(Acomys cahirinus)*. Z. Tierpsychol. **47**, 225–235.
Prescott, J. (1979): Description de la parturition d'un écureuil roux *(Tamiasciurus hudsonicus)* en captivité. Biol. Behav. **4**, 89–96.
Richards, D. (1977): Beaversprite. My years building an animal sanctuary. San Francisco: Chronicle Books.
Rood, J. P. (1972): Ecological and behavioral comparisons of three genera of Argentine cavies. Anim. Behav. Monogr. **5**, 1–83.
Rosenblatt, J. S.; Lehrman, D. S. (1963): Maternal behavior of the laboratory rat. In: Maternal behavior in mammals. Ed. by H. L. Rheingold. New York: John Wiley, 8–57.
Schinz, R. F. (1965): Drei weitere Beispiele für Nestflüchter und Nesthocker. Fortschr. Geb. RöntgStrahl. NuklMed. **102**, 212–213.
Shadle, A. R. (1930): An unusual case of parturition in beavers. J. Mammalogy **11**, 483–485.
Wilsson, L. (1971): Observations and experiments on the etholoy of the European beaver (*Castor fiber* L.). Viltrevy **8**, 117–266.

Authors' address: Françoise Patenaude and Dr. Jacques Bovet, Département de Biologie, Université Laval, Québec, Qué. Canada G1K 7PA

Altersbedingte Veränderungen am lymphatischen System der Rötelmaus *(Clethrionomys glareolus)*

Von R. Budde, H.-E. Schaefer und R. Fischer

Pathologisches Institut der Universität zu Köln

Eingang des Ms. 5. 11. 1982

Abstract

Age-dependent variations in the lymphatic system of Clethrionomys glareolus

Studied were the distribution and frequency of alkaline phosphatase-positive lymphocytes in the peripheral blood and lymph node of 46 *Clethrionomys glareolus* for different ages. With increasing age there was a striking depletion of alkaline phosphatase-positive lymphocytes, which in this species represent the T lymphocyte subclass. The age-dependent reduction of enzyme-positive lymphocytes was particularly noticeable in the peripheral blood and lymphatic organs. In addition to the methods already available for age determination (length of the root of the 1st molar, vertebral body index), the frequency of alkaline phosphatase-positive lymphocytes in the peripheral blood represents a new tool for age determination in this species.

The diminution of T lymphocytes with increasing age supports the hypothesis of those authors who attribute a relevant life-limiting factor to the declining thymus function.

The age-dependent lymphocyte depletion correlates very well with the newly developed technique for age evaluating, i.e. the length of four following coccygeal vertebra in the proximal region.

Einleitung

In der freien Natur hängt die Lebenserwartung von Kleinsäugern von zahlreichen endo- und exogenen Faktoren ab. Bei den exogenen Einwirkungen sind vor allem Witterungseinflüsse, die Zahl der natürlichen Feinde, die Quantität und Qualität des Futters und die

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4803-0145 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 145–154

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Exposition gegenüber epidemischen Infektionskrankheiten anzuführen. An endogenen Einflüssen fällt bei manchen Species die Zahnabnutzung ins Gewicht (von Lehmann und Radbruch 1976). Aber auch unter optimalen Haltungsbedingungen im Labor ist die Lebenserwartung von Säugetieren relativ begrenzt. In der seit 1950 systematisch betriebenen Altersforschung interessierten das „Wie" und „Warum" des Alterungsprozesses sowie die Erkenntnis der maximal erreichbaren Lebensgrenze (Hayflick 1975; Wallace 1977). Grundlegende Untersuchungen von Hayflick (1975) haben sich den zellularbiologischen Grundlagen des Alterns gewidmet. Mit Hilfe von Fibroblastenkulturen aus menschlichen Embryonen fand Hayflick (1975) die Proliferationskapazität der Zellen auf etwa 50 Populationsverdoppelungen limitiert und konnte so zeigen, daß die proliferative Kapazität differenzierter Zellen in vitro und in vivo begrenzt ist.

Allerdings stirbt der Organismus meist vor Erreichen dieser Hayflick-Grenze, so daß für den Eintritt des Todes zusätzliche Funktionseinschränkungen von Zellen oder Organen verantwortlich gemacht werden müssen, wobei in letzter Zeit ein wesentlicher lebensbegrenzender Faktor in der erlöschenden Funktion des Immunsystems gesehen wird. Die immunbiologischen Aufgaben des Organismus werden im wesentlichen durch zwei miteinander interagierende Lymphocytenpopulationen vollzogen.

Die thymusabhängige T-Lymphocytenklasse, die ihre funktionelle Prägung im Thymus erhält, konstituiert den größten Teil der ständig im Körper zirkulierenden Lymphocyten (etwa 60 bis 70 %) und ist vor allem verantwortlich für die sogenannte zellgebundene Immunabwehr von Mikroorganismen sowie für die Erkennung von körperfremdem Gewebe. In den lymphatischen Organen siedeln sich diese T-Lymphocyten vor allem in der tiefen Rinde (Paracortex) des Lymphknotens und in den periarteriolären Scheiden der Milz an (Gowans und McGregor 1965; Goldschneider und McGregor 1973; Kersey und Gajl-Peczalska 1975; Gupta und Good 1978). Das knochenmark-(bone marrow-)-abhängige B-Lymphocytensystem, das wahrscheinlich im Knochenmark die primäre funktionelle Ausrichtung erfährt (bei Vögeln erfolgt die primäre Prägung in der Bursa Fabricii), ist vor allem für die Produktion von Immunglobulinen, also für die humorale Infektabwehr, verantwortlich. In dieser Funktion werden die B-Lymphocyten vielfach durch Subpopulationen der T-Lymphocyten unterstützt (sogenannte Helferzellen). Angesiedelt ist diese Zellkategorie vornehmlich in den Keimzentren der lymphatischen Organe, in der hohen Rinde (Cortex) und im Mark des Lymphknotens sowie in dem der roten Pulpa benachbarten Areal der weißen Milzpulpa (Gowans und McGregor 1965; Goldschneider und McGregor 1973; Kersey und Gajl-Peczalska 1975). Im Rahmen der Alterungsforschung durchgeführte Studien deckten zahlreiche Störungen im thymusabhängigen Bereich des Immunsystems bei alten Menschen und Tieren auf (Inkeles et al. 1977; Weksler und Hütteroth 1974), möglicherweise durch Erreichen der Hayflick-Grenze seitens der sich rasch teilenden Thymocyten (Burnet 1970). Insbesondere wird in diesem Zusammenhang auf einen Defekt verschiedener T-Zellfunktionen hingewiesen (Andersen 1972; Callard und Basten 1977; Girard et al. 1977; Rodey et al. 1971; Waldorf et al. 1968). Neben Einschränkungen der Zellfunktionen ist die altersbedingte Insuffizienz des T-Zellsystems anscheinend auch auf eine Depletion an T-Lymphocyten im Organismus zurückzuführen, wobei wegen technischer Schwierigkeiten, T-Lymphocyten selektiv zu markieren, die publizierten Ergebnisse kontrovers sind (Alexopoulos und Babitis 1976; Augener et al. 1974; Cobleigh et al. 1980; Del Pozo Perez et al. 1973; Heilmann und Rex 1977; Reddy und Kong-oo 1979; Rosenthal und Steinmann 1978; Goidl et al. 1976).

Wie von Schaefer und Fischer (1973) beschrieben, zeichnen sich die Lymphocyten der Rötelmaus *(Clethrionomys glareolus)* dadurch aus, daß sie zu über 50 % positiv beim Nachweis des Enzyms alkalische Phosphatase (ALP) reagieren. Weitergehende Untersuchungen (Budde 1976) mit Hilfe der neonatalen Thymektomietechnik erbrachten den Beweis, daß diese ALP-positiven Lymphocyten weitgehend T-Lymphocyten entsprechen.

Der an Ausstrichen und Gefrierschnitten leicht durchführbare ALP-Nachweis ermöglicht einen raschen Überblick über die Frequenz und Lokalisation von T-Lymphocyten.

Wir haben daher bei der Rötelmaus überprüft, ob der Alterungsprozeß dieser Spezies mit einer Verminderung der T-Lymphocytenhäufigkeit verbunden ist. Da die Untersuchung sich auf wild lebende Tiere bezieht, war es notwendig, das Alter durch altersabhängige Skelettmerkmale zu bestimmen. Dazu eignet sich einmal die Ausmessung der Zahnwurzel des ersten Molaren (M 1), wobei das Alter, klassenweise in Sprüngen von 2 bis 3 Monaten zusammengefaßt, ausgedrückt wird (Wasilewski 1952). Da die Rötelmaus keine feste Wachstumsgrenze aufweist, kann das Alter auch mit dem von Hagen (1956) entwickelten Schwanzwirbelindex bestimmt werden. Bei diesem Verfahren wird die Länge von 2 Wirbelkörpern durch die Dicke der dazwischen gelegenen Zwischenwirbelscheibe dividiert. Um eine Ausmessung der bei dieser Technik anfallenden kleinen Strecken zu vermeiden, wählten wir als Parameter für das Alter die Länge 4 nebeneinander liegender Schwanzwirbelkörper einschließlich der drei eingeschlossenen Disci intervertebrales.

Material und Methode

Clethrionomys glareolus wurde im Spätherbst in den Mischwäldern bei Kerpen nahe der Autobahnausfahrt Kerpen (Autobahn Köln–Aachen) mit Fallen gefangen.

Insgesamt 46 Tiere unterschiedlichen Alters und Geschlechts wurden ausgewertet. Nach Dekapitation in Äthernarkose diente das dabei gewonnene Blut zur Anfertigung von Ausstrichen und nach Verdünnung in Türckscher Lösung zur Leukocytenzählung in der Zeiss-Thoma-Kammer. Von 2 bis 3 paraaortalen Lymphknoten wurden Kryostatschnitte von 4 μ Dicke angefertigt.

Die Blutausstriche färbten wir mit May-Grünwald- und Giemsa-Lösung nach Pappenheim, die Gefrierschnitte mit Hämalaun nach Mayer und wässerigem Eosin (Methoden s. Romeis 1948). Außerdem führten wir an den Blutausstrichen und Kryostatschnitten den Enzymnachweis der alkalischen Phosphatase (ALP) nach Kaplow (1955) durch.

Die Pappenheimfärbung der Blutausstriche diente zur Auszählung des Differentialblutbildes, die Hämalaun-Eosinfärbung der Gefrierschnitte ermöglichte eine Orientierung innerhalb der Lymphknotenstruktur, wobei besonders die Zelldichte und Flächenausdehnung der hohen und tiefen Rinde Beachtung fand. Mit Hilfe der ALP ermittelten wir den prozentualen Gehalt der ALP-positiven Lymphocyten, jeweils getrennt in hoher und tiefer Rinde, durch Auswertung von 300 Zellen. In gleicher Weise verfuhren wir mit den Blutausstrichen.

Zur Bestimmung des Alters wurden an den getöteten Rötelmäusen die Schwanzwirbel einschließlich des Beckens mit einem Mammographie-Röntgengerät (Siemens) geröntgt. Auf den Röntgenaufnahmen wurde die Länge von vier nebeneinander liegenden Schwanzwirbelkörpern einschließlich der eingeschlossenen Zwischenwirbelscheiben mit einem Binokularmikroskop bei kleiner Vergrößerung ausgemessen (Abb. 1). Der Abstand wurde als „4 SWK-Strecke" bezeichnet. Die Bestimmung erfolgte im proximalen Teil der Schwanzwirbelsäule dort, wo die Wirbelkörper im Röntgenbild nicht von anderen Organen überlagert werden. Außerdem ermittelten wir ebenfalls unter dem Binokularmikroskop den Hagenschen Wirbelkörperindex (Hagen 1956) und die Wurzellänge des ersten Molaren (Wasilewski 1952). Folgende Parameter wurden gegenübergestellt:

1. Gesamtlymphocytenzahl pro mm^3 Blut – 4 SWK-Strecke
2. Gesamtzahl ALP-positiver Lymphocyten pro mm^3 Blut – 4 SWK-Strecke
3. Prozentsatz ALP-positiver Lymphocyten in der tiefen Lymphknotenrinde – 4 SWK-Strecke
4. Prozentsatz ALP-positiver Lymphocyten in der hohen Lymphknotenrinde – 4 SWK-Strecke

Ergebnisse

Beim Vergleich des von uns benutzten Parameters zur Bestimmung des Alters (4 SWK-Strecke) mit der Zahnwurzellänge und dem Hagenschen Wirbelkörperindex konnte in beiden Fällen eine positive Korrelation berechnet werden mit einer statistischen Signifikanz von $p < 0{,}001$ für den Vergleich 4 SWK-Strecke/Zahnwurzellänge (Korrelationskoeffizient = $-0{,}725$) und $p = 0{,}05–0{,}02$ für den zwischen 4 SWK-Strecke und dem Wirbelkörperindex (Korrelationskoeffizient = 0,382).

Bei jung-adulten Rötelmäusen (4 SWK-Strecke $< 14{,}5$ mm) liegt der Prozentsatz an



Abb. 1. Röntgenaufnahmen des Becken-Schwanz-Bereiches zweier Rötelmäuse. *Links:* jung-adultes Tier; *rechts:* altes Tier. Deutliche Zunahme der 4 SWK-Strecke (Länge von 4 benachbarten Schwanzwirbelkörpern)

ALP-positiven Lymphocyten (Abb. 2) im peripheren Blut bei etwa 55 %. Außer T-Lymphocyten besitzen im Blut nur noch neutrophile Granulocyten eine positive Aktivität dieses Enzyms; die Unterscheidung dieser Zellklassen bereitet jedoch keine Schwierigkeiten, da die Granulocyten durch ihre segmentierte Kernform leicht von den kleinen Lymphocyten mit rundovalem Kern zu differenzieren sind. Eosinophile und basophile Granulocyten besitzen ebenso wie Monocyten und Erythrocyten keine alkalische Phosphatase.

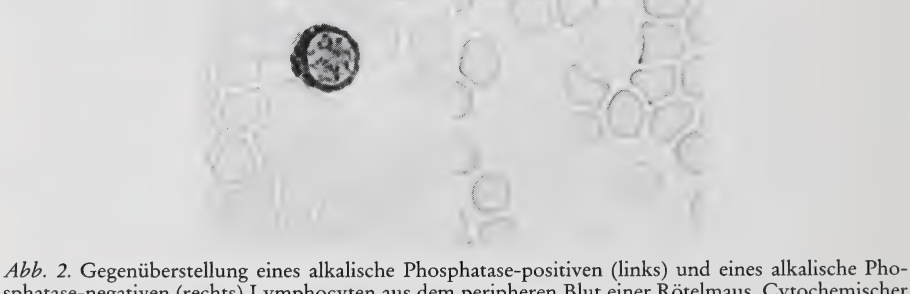


Abb. 2. Gegenüberstellung eines alkalische Phosphatase-positiven (links) und eines alkalische Phosphatase-negativen (rechts) Lymphocyten aus dem peripheren Blut einer Rötelmaus. Cytochemischer Nachweis der alkalischen Phosphatase ohne Kerngegenfärbung (1060×)

Abb. 3 stellt graphisch die Korrelation zwischen der 4 SWK-Strecke und der Absolutzahl der Lymphocyten pro mm^3 Blut dar. Mit zunehmender 4 SWK-Strecke nimmt die Lymphocytenzahl kontinuierlich ab. In gleicher Weise sinkt auch die Gesamtzahl der ALP-positiven Lymphocyten (Abb. 4) im peripheren Blut mit zunehmender 4 SWK-Strecke. Sämtliche Korrelationen sind statistisch hoch signifikant ($p < 0{,}001$).

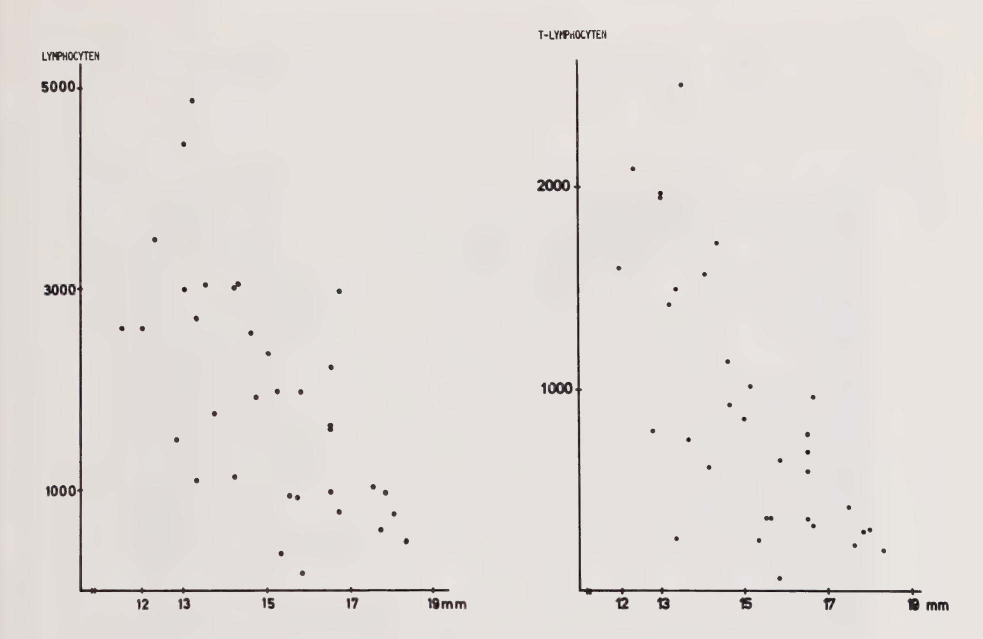


Abb. 3. Absolutzahl der Lymphocyten pro mm^3 Blut (Ordinate) im Verhältnis zur Länge von 4 Schwanzwirbeln in mm (Abszisse) als Altersparameter

Abb. 4. Absolutzahl der T-Lymphocyten pro mm^3 Blut (Ordinate) im Verhältnis zur Länge von 4 Schwanzwirbeln in mm (Abszisse) als Altersparameter

Bei der Rötelmaus setzt sich das Lymphknotengewebe von außen nach innen aus folgenden Gebieten zusammen: Kapsel, Marginal- oder Randsinus, hohe Rinde (Cortex), mittlere und tiefe Rinde (Paracortex) und Markregion. Bei dieser Gliederung stülpen sich die Keimzentren als Bestandteil der hohen Rinde in die mittlere Rinde vor und werden von den zum Paracortex gehörenden Mantelwällen umgeben. Der Paracortex zeichnet sich morphologisch außer durch seine Lage durch postkapilläre Venolen mit hoch-kubischem Endothel aus. Cortex, Keimzentren und Markregion konstituieren bei dieser Gliederung das B-Kompartiment, die übrigen Zonen (Paracortex einschließlich perifollikulärer Lymphocytenwall) das T-Kompartiment. In letzterem besitzen fast 100 % der Lymphocyten eine positive ALP-Aktivität (Abb. 5). Eine ähnlich hohe Dichte dieser Zellkategorie wird auch in der Thymusrinde, dem Ursprungsort dieser Zellen, erreicht (Abb. 6). In den B-abhängigen Arealen des Lymphknotens weisen dagegen nur 70 % der Lymphocyten diese Enzymausstattung auf (Abb. 5).

Während junge Rötelmäuse einen besonders hohen Lymphocytengehalt in Milz und Lymphknoten zeigen, treten mit zunehmender Seneszenz (4 SWK-Strecke $>$ 16,5 mm) sukzessiv Veränderungen überwiegend atrophisch-regressiver Natur ein. Die Gesamtgröße des Lymphknotens nimmt merklich ab; das lymphatische Parenchym wird teilweise durch Fettgewebe ersetzt. Keimzentren entwickeln sich seltener, und auch die jeweilige Zelldichte reduziert sich. Die postkapillären Venolen weisen mehr und mehr eine Wandverdikkung und Sklerose auf.

Die zelluläre Zusammensetzung der B-abhängigen Zonen ist ebenfalls einem kontinuierlichen Wandel unterzogen, wobei neben einer Reduktion in ihrer volumenmäßigen Ausdehnung eine zelluläre Verarmung zu beobachten ist, die hauptsächlich zu Lasten der ALP-positiven Lymphocyten geht (Abb. 7). Im hohen Alter sind hier nur etwa 10 bis 20 % enzympositive Lymphocyten zu finden (in der Adoleszenz etwa 70 %) (Abb. 8).

Im thymusabhängigen Paracortex zeigen sich Altersveränderungen vornehmlich durch eine deutliche Reduktion seiner Volumenausdehnung. Der prozentuale T-Lymphocytengehalt pro Flächeneinheit bleibt dagegen annähernd gleich (Abb. 9).

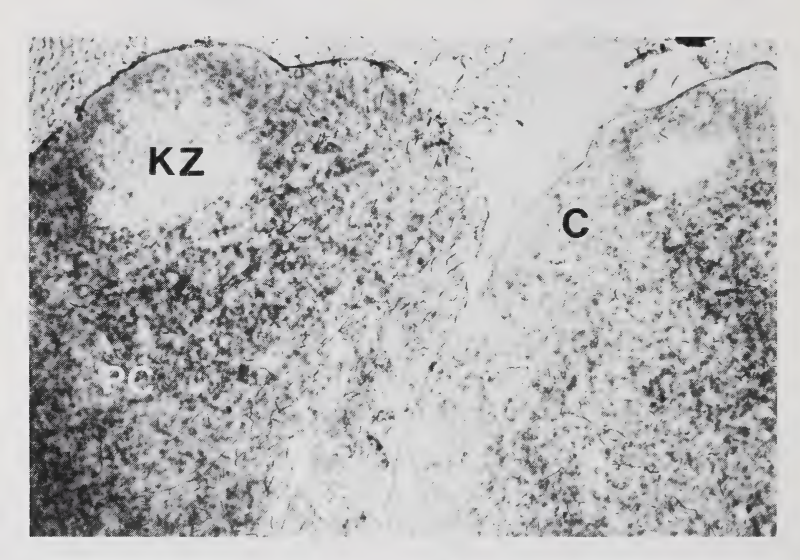


Abb. 5. Lymphknotenausschnitt einer jung-adulten Rötelmaus. Histochemischer Nachweis der alkalischen Phosphatase ohne Kerngegenfärbung. Zusätzlich Retikulinfaserdarstellung mittels Silberimprägnation. Im Paracortex (PC) reagieren fast 100 % der Lymphocyten alkalische Phosphatase-positiv, während im Cortex (C) und Keimzentrum (KZ) die meisten Lymphocyten keine Enzymaktivität aufweisen (105×)

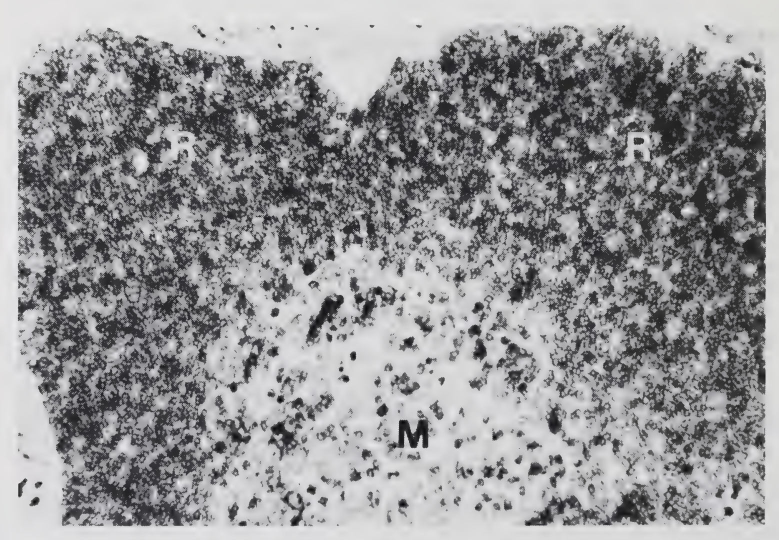


Abb. 6. Thymus einer jung-adulten Rötelmaus. Reaktion zum Nachweis der alkalischen Phosphatase ohne Gegenfärbung der Kerne. In der Rinde (R) zeigen fast alle der dicht gelagerten Lymphocyten eine positive Enzymaktivität, während im Mark (M) nur etwa 70 % der Lymphocyten diese Fermentausstattung aufweisen (266×)

Diskussion

Die Altersbestimmung wild lebender Tiere, wie in unserem Fall *Clethrionomys glareolus,* stützt sich auf Parameter, die einer altersabhängigen Variation unterliegen. Im allgemeinen handelt es sich dabei um Messungen der Zahnwurzellänge oder um die Altersbestimmung durch Längenmessungen am Schädel oder übrigen Skelettsystem (WASILEWSKI 1952; HAGEN 1956; MAZÁK 1963).

Da die Rötelmaus sich durch keine fest umschriebene Wachstumsgrenze auszeichnet (HAGEN 1956), sondern auch in der Adultphase noch ein langsames Körperwachstum zeigt, wählten wir zur Determinierung des Alters die Längenmessung von vier nebeneinander liegenden Schwanzwirbelkörpern (SWK), die ebenfalls im Lebensverlauf eine langsame Längenzunahme erfahren. Wie die statistische Analyse zeigt, korreliert der Wert der 4 SWK-Strecke signifikant mit einigen bekannten Methoden der Altersbestimmung, nämlich mit der Zahnwurzellänge des ersten Molaren (M 1) und mit dem Hagenschen Wirbelkörperindex. Die Bestimmung der 4 SWK-Strecke kann somit als geeignete Methode zur Altersbestimmung der Rötelmaus angesehen werden. Gegenüber dem von HAGEN (1956) beschriebenen Wirbelkörperindex besitzt sie den Vorteil, nur einen Meßvorgang, der auch an enthäuteten Schwänzen im durchscheinenden Licht durchführbar ist, zu benötigen. Außerdem wird eine größere Strecke gemessen, im Gegensatz zu zwei kleinen Abständen beim Wirbelkörperindex, so daß der Meßfehler verkleinert wird. Die bei der Bestimmung des 4 SWK-Strecke miterfaßten Zwischenwirbelscheiben haben auf das Meßergebnis keinen wesentlichen Einfluß, da ihre Größe im Laufe des adulten Lebens und im Senium sich nicht verändert (HAGEN 1956).

Die von uns angegebene Methode der Längenbestimmung der 4 SWK-Strecke zur Determinierung des Alters bei *Clethrionomys glareolus* muß daher als genauer und einfach durchzuführender Parameter betrachtet werden.

Mit zunehmendem Alter sinkt bei der Rötelmaus einmal die Absolutzahl der Lymphocyten im peripheren Blut stark ab (Abb. 3). Eine annähernd gleiche Regressionskurve findet sich, wenn die Absolutzahl der T-Lymphocyten (Abb. 4) im Blut gegen die 4 SWK-Strecke aufgetragen wird. Daraus geht eindeutig hervor, daß bei der Rötelmaus, im Gegensatz zu manch anderen Arten (KRC und MATOUSKOVA 1981; KROGSRUD und PERKINS 1977), mit zunehmender Seneszenz eine Lymphocytenverarmung im Blut einsetzt, die fast ausschließlich zu Lasten der T-Lymphocyten geht. Diese in der Literatur (BÜRKLE et al. 1976; DEL POZO PEREZ et al. 1973; GIRARD et al. 1977; KAY und MAKINODAN 1976) unter Verwendung anderer Methoden bei anderen Tierspezies und beim Menschen beschriebene T-Zellreduktion kann am ehesten auf die im Alter langsam erlöschende Thymusfunktion zurückgeführt werden (AUGENER et al. 1974; BURNET 1970; CAROSELLA et al. 1974; KAY und MAKINODAN 1976). Offenbar bedingt die reduzierte Thymosinbildung im Thymus (AUGENER et al. 1974) einen mangelnden Proliferationsstimulus für T-Lymphocyten, während die Zahl der B-Lymphocyten gleich bleibt oder sogar zunimmt (AUGENER et al. 1974; GIRARD et al. 1977; GUPTA und GOOD 1979; REDDY und KONG-OO 1979). Auch im Lymphknoten ist diese altersabhängige Verarmung des Organismus an T-Lymphocyten faßbar. Bei alten Tieren sind die Lymphknoten durch eine generalisierte Atrophie aller Regionen gekennzeichnet. Zwar reduziert sich die Zelldichte in der mittleren und tiefen Rinde (Paracortex) nur unwesentlich; auch die zelluläre Zusammensetzung weist hier keine signifikanten Alterationen auf (Abb. 9), aber die volumenmäßige Verkleinerung dieser Zone ist nicht zu übersehen. Auch in den B-Zellzonen des Lymphknotens (hohe Rinde, Mark) ist in der Seneszenz ein starker Wandel zu verzeichnen. Hier kommt es neben der altersbedingten volumenmäßigen Verkleinerung der Zonen mit vikariiender Fettgewebshyperplasie (Mark) zusätzlich noch zu einer hoch signifikanten Depletion an ALP-positiven T-Lymphocyten (Abb. 7).

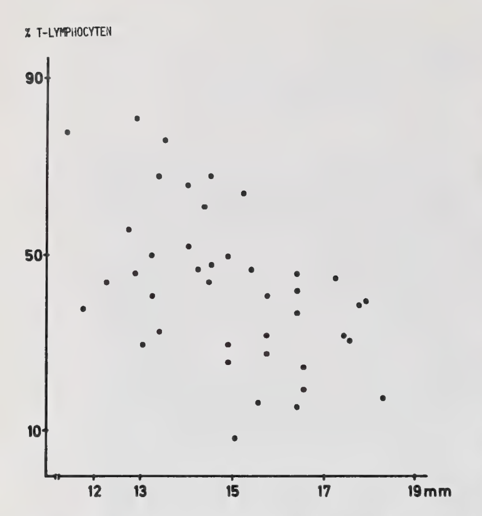
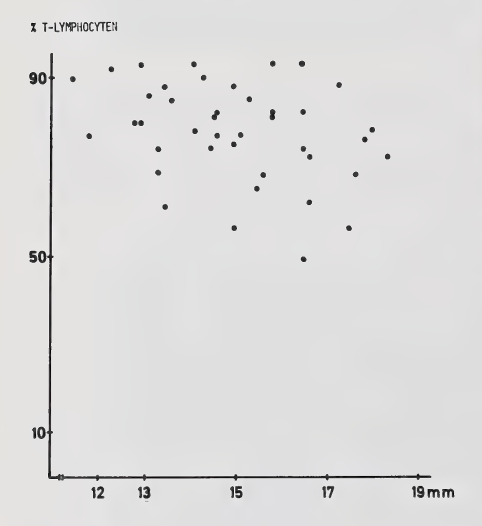


Abb. 7. Prozentsatz T-Lymphocyten in der hohen Lymphknotenrinde (Ordinate) im Verhältnis zur Länge von 4 Schwanzwirbeln in mm (Abszisse) als Altersparameter



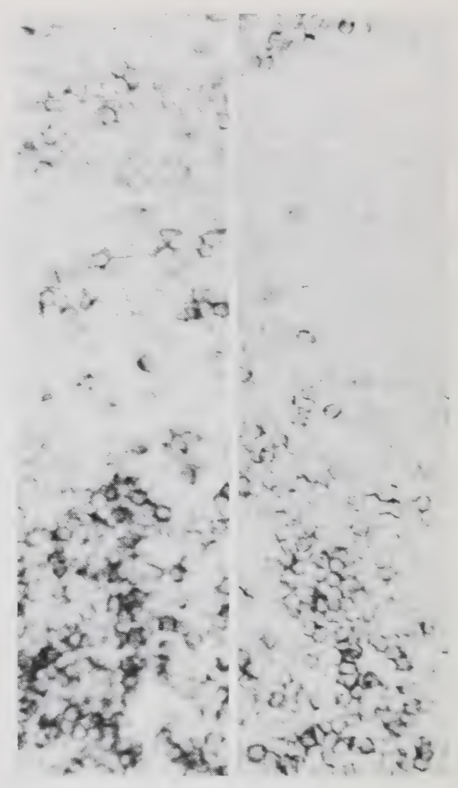


Abb. 8. Ausschnitte zweier Lymphknoten aus der Übergangszone von hoher (im Bild oben) und tiefer (im Bild unten) Rinde. Histochemischer Nachweis der alkalischen Phosphatase ohne Gegenfärbung der Kerne. *Links:* jung-adultes Tier; *rechts:* altes Tier. Deutliche Verarmung der hohen Lymphknotenrinde an alkalische Phosphatase-positiven Lymphocyten im Alter (430×)

Abb. 9. (links). Prozentsatz T-Lymphocyten in der tiefen Lymphknotenrinde (Ordinate) im Verhältnis zur Länge von 4 Schwanzwirbeln in mm (Abszisse) als Altersparameter

Bei jung-adulten Tieren finden sich im Cortex und Mark neben den ortsständigen B-Lymphocyten noch etwa 70 % T-Lymphocyten (Abb. 7), denen eine Helferzellfunktion zugeschrieben werden kann und welche entweder mit der afferenten Lymphe über den Randsinus oder aus dem Blut über die postkapillären Venolen rezirkulierend in diese Areale einwandern. An diesen Orten erfolgt offenbar die immunologisch essentielle Interaktion zwischen dem B- und T-Lymphocytensystem (Helferzellfunktion). Diese rezirkulierenden Zellen, die auch im Blut den Hauptanteil der T-Lymphocyten ausmachen, nehmen, wie auch schon in anderen Modellen beobachtet, im Alterscortex und Mark auf etwa 20 % ab und sind somit für die Verarmung an T-Lymphocyten hauptverantwortlich (Cobleigh et al. 1980; Girard et al. 1977; Gupta und Good 1979). Eine numerische Reduktion des B-Lymphocytensystems fällt dabei kaum ins Gewicht (Gupta und Good

1979; Heilmann und Rex 1982). Diese T-Lymphocytenverminderung vor allem mit Helfer- und Effektorfunktionen kann zwanglos jene Fehlsteuerungen des Immunsystems erklären, die im Alter beschrieben werden. Vor allem die mit dieser Insuffizienz des T-Lymphocytensystems verbundene Störung der Infektabwehr dürfte für frei lebende Tiere von lebensbegrenzender Bedeutung sein. Zumindest stellt die Reduktion der ALP-positiven Lymphocyten bei der Rötelmaus einen gut reproduzierbaren Altersparameter dar. Ob diese bei *Clethrionomys glareolus* erhobenen Befunde auch auf andere frei lebende Spezies übertragen werden dürfen, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Zusammenfassung

Bei *Clethrionomys glareolus* tritt mit zunehmendem Alter eine beträchtliche Verminderung der T-Lymphocyten auf, die bei dieser Spezies selektiv durch das Enzym alkalische Phosphatase gekennzeichnet sind. Diese altersabhängige Reduktion an enzympositiven Lymphocyten, die sich vor allem im peripheren Blut und in den lymphatischen Organen manifestiert, kann neben den bisher bekannten Methoden der Altersbestimmung (Zahnwurzellänge, Schädellänge, Wirbelkörperindex) zur Altersdeterminierung berücksichtigt werden.

Die festgestellte Reduktion der T-Lymphocyten in der Seneszenz unterstützt die Hypothese mancher Autoren, die einen wesentlichen lebensbegrenzenden Faktor in der Erlöschung der Thymusfunktion sehen, d. h. dem Thymus eine wichtige Rolle als „biologische Uhr" zuschreiben. Die beschriebene Lymphocytenverarmung korreliert sehr gut mit einer von uns erstmalig vorgestellten Methode der Altersbestimmung, nämlich der Länge von 4 benachbarten Schwanzwirbelkörpern einschließlich der eingeschlossenen Zwischenwirbelscheiben (4 SWK-Strecke).

Literatur

Alexopoulos, C.; Babitis, P. (1976): Age dependence of T-lymphocytes. Lancet **1**, 426.

Andersen, E. (1972): The influence of age on transplantation immunity. Reactivity to normal lymphocyte transfer at different ages. Scand. J. Haematol. **9**, 621–624.

Augener, W.; Cohnen, G.; Reuter, A.; Brittinger, G. (1974): Decrease of T lymphocytes during ageing. Lancet **1**, 1164.

Budde, R. (1976): Untersuchungen zur fermentcytochemischen Differenzierung von T- und B-Lymphocyten bei *Clethrionomys glareolus.* Inaug. Diss. Med. Fak. Universität Köln.

Bürkle, P. A.; Tönnesmann, E.; Ahnefeld, S.; Nobbe, F.; Federlin, K. (1976): Erfahrungen mit dem DNCB-Hauttest bei gesunden Personen verschiedener Altersgruppen. Z. Immun. Forsch. **151**, 153–165.

Burnet, F. M. (1970): An immunological approach to ageing. Lancet **2**, 358–360.

Callard, R. E.; Basten, A. (1977): Immune function in aged mice. I. T-cell responsiveness using phytohaemagglutinin as a functional probe. Cell. Immunol. **31**, 13–25.

Carosella, E. D.; Mochanko, K.; Braun, M. (1974): Rosette forming T cells in human peripheral blood at different ages. Cell. Immunol. **12**, 323–325.

Cobleigh, M. A.; Braun, D. P.; Harris, J. E. (1980): Age-dependent changes in human peripheral blood B cells and T cells subsets: correlation with mitogen responsiveness. Clin. Immunol. Immunopathol. **15**, 162–174.

Del Pozo Perez, M. A.; Prieto Vatuena, J.; Gonzales Guilaber, M. I.; Velasco Alonso, R. (1973): Effects of age and sex on T and B lymphocyte populations in man. Biomedicine **19**, 340–344.

Girard, J. P.; Paycherre, M.; Cuevas, M.; Fernandez, B. (1977): Cell-mediated immunity in ageing population. Clin. Exp. Immunol. **27**, 85–91.

Goidl, E. A.; Innes, J. B.; Weksler, M. E. (1976): Immunological studies of ageing. II. Loss of IgG and high avidity plaque-forming cells and increased suppressor cell activity in ageing mice. J. Exp. Med. **144**, 1037–1048.

Goldschneider, I.; McGregor, D. D. (1973): Anatomical distribution of T and B lymphocytes in the rat. Development of lymphocyte-specific antisera. J. Exp. Med. **138**, 1443–1465.

Gowans, J. L.; McGregor, D. D. (1965): The immunological activities of lymphocytes. Progr. Allergy **9**, 1–78.

Gupta, S.; Good, R. A. (1978): Subpopulations of human T lymphocytes. III. Distribution and quantitation in peripheral blood, tonsils, bone marrow, thymus, lymph nodes, and spleen. Cell. Immunol. **36**, 263–270.

— (1979): Subpopulations of human T lymphocytes. X. Alterations in T, B, third population cells, and T cells with receptors for immunoglobulin M (Tm) or G (Tg) in ageing humans. J. Immunol. **122**, 1214–1219.

Hagen, B. (1956): Altersbestimmung bei einigen Muridenarten. Z. Säugetierkunde **21**, 39–43.

Hayflick, L. (1975): 6. Die celluläre Basis des biologischen Alterns. Verh. dtsch. Ges. Path. **59**, 52–66.
Heilmann, E.; Rex, B. (1977): Immunologische Veränderungen der Lymphocytenpopulationen mit zunehmendem Alter. Schweiz. med. Wschr. **107**, 1776–1778.
— (1982): Lymphocytenpopulationen in höherem Lebensalter. In: Hämatologie im Alter. Ed. by J. Bohnel; R. Heinz; A. Stacher. Wien-München-Baltimore: Urban und Schwarzenberg. 34.
Inkeles, B.; Innes, J. B.; Kuntz, M. M.; Kadish, A. S.; Weksler, M. E. (1977): Immunologic studies of ageing. III. Cytokinetic basis for the impaired response of lymphocytes from aged humans to plant lectins. J. Exp. Med. **145**, 1176–1187.
Kaplow, L. S. (1965): A histochemical procedure for localizing and evaluating leukocyte alkaline phosphatase activity in smears of blood and marrow. Blood **10**, 1023–1029.
Kay, M. M. B.; Makinodan, T. (1976): Immunobiology of ageing. Evaluation of current status. Clin. Immunol. Immunopathol. **6**, 394–413.
Kersey, J. H.; Gajl-Peczalska, K. J. (1975): T and B lymphocytes in man. A review. Am. J. Pathol. **81**, 446–458.
Krc, I.; Matouskowa, I. (1982): Lymphocytenpopulationen und weitere immunologische Befunde bei alten Menschen aus einem Altersheim. In: Hämatologie im Alter. Ed. by J. Bohnel; R. Heinz; A. Stacher. Wien-München-Baltimore: Urban und Schwarzenberg. 35.
Krogsrud, R. L.; Perkins, E. H. (1977): Age related changes in T cell function. J. Immunol. **118**, 1607–1611.
Lehmann, E., von; Radbruch, A. (1976): Wie alt werden Mäuse? Bunte Tierwelt **8**, 162–164.
Mazák, V. (1963): Notes on the dentition in *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780, in the course of postnatal life. Säugetierkdl. Mitt. **11**, 1–10.
Reddy, M. M.; Kong-oo, Goh. (1979): B and T lymphocytes in man. IV. Circulating B, T and "Null" lympocytes in ageing population. J. Gerontol. **34**, 5–8.
Rodey, G. E.; Good, R. A.; Yunis, E. J. (1971): Progressive loss in vitro of cellular immunity with ageing in strains of mice susceptible to autoimmune disease. Clin. Exp. Immunol. **9**, 305–311.
Romeis, B. (1948): Mikroskopische Technik. 15. Aufl. München: R. Oldenburg. 156–157; 320.
Rosenthal, M.; Steinmann, A. (1978): Lebensalter und Immunität. I. Lymphocytenpopulationen im peripheren Blut verschiedener Altersgruppen. Dtsch. med. Wschr. **103**, 409–412.
Schaefer, H.-E.; Fischer, R. (1973): Alkalische Phosphatase als zytochemischer Parameter zur Differenzierung verschiedener Lymphocytenklassen. Die Beziehung der alkalischen Phosphatase-aktivität zu T- und B-Lymphocyten bei *Clethrionomys glareolus*. Verh. dtsch. Ges. Path. **57**, 293–297.
Smith, M. A.; Evans, J.; Steel, C. M. (1974): Age-related variation in proportion of circulating T cells. Lancet **2**, 922–924.
Waldorf, D. S.; Willkens, R. F.; Decker, J. L. (1968): Impaired delayed hypersensivity in ageing population. J. Am. Med. Ass. **203**, 831.
Wallace, D. J. (1977): The biology of ageing. 1976. An overview. J. Am. Geriatr. Soc. **25**, 104–111.
Wasilewski, W. (1952): Untersuchungen über die Morphologie der Rötelmaus. Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska Lubin Polonia. Vol. **VII**, 3 Sectio C, 119–211.
Weksler, M. E.; Hütteroth, T. H. (1974): Impaired lymphocyte function in aged humans. J. Clin. Invest. **53**, 99–104.

Anschrift der Verfasser: Dr. R. Budde, Prof. Dr. H.-E. Schaefer, Prof. Dr. R. Fischer; Pathologisches Institut; Universität Köln, Joseph-Stelzmann-Str. 9; D-5000 Köln 41

Proteinvariation bei Zwergwaldmäusen (*Apodemus microps* Kratochvíl und Rosicky, 1952)

Von H. Gemmeke[1]

Eingang des Ms. 25. 10. 1982

Abstract

Protein variation in Apodemus microps Kratochvíl et Rosicky, 1952

Proteines of *Apodemus microps* were electrophoretically compared with related species of european *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis.* Two of eleven Proteines were different in *A. microps* and *A. sylvaticus* and two others in *A. microps* and *A. flavicollis.* Insofar the existence of *A. microps* as the fifth european *Apodemus* species is confirmed. According to their proteines it is questionable whether *A. microps* is closer related to *A. sylvaticus* or to *A. flavicollis.*

Einleitung

Von den in Europa vorkommenden 5 Arten der Gattung *Apodemus* Kaup, 1829 wurden bisher 4 *(A. sylvaticus, A. flavicollis, A. mystacinus, A. agrarius)* auf Proteinunterschiede untersucht (Gemmeke 1980). Dabei konnte das Problem der Artzugehörigkeit morphologisch schwer bestimmbarer Tiere und die Frage nach der „genetischen" Verwandtschaft der Arten zueinander recht gut geklärt werden. Im Juli 1982 gelang es, 5 Exemplare der fehlenden fünften europäischen Art, *Apodemus microps,* in der Tschechoslowakei zu beschaffen. Befunde über proteinelektrophoretische Untersuchungen an diesen Tieren sollen hier beschrieben und mit denen an den anderen *Apodemus*arten verglichen werden. Gleichzeitig können damit die Ergebnisse von Csaikl et al. (1980) über *A. microps* mit den hier vorliegenden verglichen werden.

A. microps ist von besonderem Interesse, da diese Art heute noch verschiedentlich nur als Unterart von *A. sylvaticus* angesehen wird (Steiner 1978). Zur Klärung der Frage, ob Art oder Unterart und nach der Stellung von *A. microps* in der Gattung *Apodemus* soll der Proteinvergleich beitragen.

Material und Methode

Untersucht wurden neben den 5 *A. microps,* 2 *A. sylvaticus* und 3 *A. flavicollis* (Tabelle 1), teils um die *A. microps*-Banden der Proteine mit denen der ähnlichsten Arten vergleichen zu können, teils um das geographische Spektrum der verglichenen Arten zu erweitern.

Die Tiere aus der ČSSR konnte ich im Rahmen eines Hochschullehreraustausches zwischen der Bundesrepublik Deutschland und der Tschechoslowakei mit Unterstützung durch den Deutschen Akademischen Austauschdienst und der Slowakischen Akademie der Wissenschaften lebend nach Bonn bringen. Dr. A. Dudich sei an dieser Stelle für seine Hilfe beim Fangen der Tiere besonders gedankt.

Für die Bestimmung der 3 Arten wurden die hierfür üblichen Merkmale verwendet (Niethammer und Krapp 1978). Die elektrophoretische Proteindarstellung und ihre Wertung für die Abstandsbestimmung erfolgten nach der bei Gemmeke (1980) beschriebenen Methode.

Dazu wurden folgende Proteine untersucht: Malat (NADP)-Dehydrogenase [MDH (NADP)] EC 1.1.1.40, Malat (NAD)-Dehydrogenase [MDH (NAD)] EC 1.1.1.37, Indophenol-Oxidase (Super-

[1] Mit Unterstützung durch den Deutschen Akademischen Austauschdienst und die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4803-0155 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 155–160

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Tabelle 1

Herkunft und Anzahl der *Apodemus*-Individuen

Art	Anzahl	Fangplatz
A. sylvaticus	1	Bonn
A. sylvaticus	1	Ružomberok (Liptauer Talkessel), ČSSR
A. flavicollis	1	Bonn
A. flavicollis	2	Ružomberok (Liptauer Talkessel), ČSSR
A. microps	5	Ružomberok (Liptauer Talkessel), ČSSR

oxid-Dismutase) (IPO) EC 1.15.1.1, (NADP) Isocitrat-Dehydrogenase 1 (IDH_1) EC 1.1.1.42, (NDAP) Isocitrat-Dehydrogenase 2 (IDH_2) EC 1.1.1.42, α-Glycerophosphat (α-GPD) EC 1.1.1.6, Glutamat-Oxalacetat-Transaminase 1 (GOT_1) EC 2.6.1.1, Laktat-Dehydrogenase 1 (LDH_1) EC 1.1.1.27, Laktat-Dehydrogenase 2 (LDH_2) EC 1.1.1.27, 6-Phophogluconat-Dehydrogenase (6-PGD) EC 1.1.1.44, Albumin (Al).

Ergebnisse

Nach Körper- und Schädelmaßen waren die 3 *Apodemus*arten eindeutig zu erkennen. In Tabelle 2 sind einige Maße der untersuchten Tiere aufgeführt. Sie stimmen gut mit entsprechenden Maßen vergleichbarer Tiere aus der Literatur überein (Niethammer und Krapp 1978).

Tabelle 2

Einzelmaße von *A. sylvaticus, A. flavicollis* und *A. microps*

Art	Nr.	sex	Kr	Schw	Hf	Ohr	Cbl	Fori	oZr
A. sylvaticus Bonn	276	♀	88	86	21,9	17	22,7	5,2	3,7
A. sylvaticus ČSSR	382	♂	92	–	22,7	18,5	24,3	5,5	3,8
A. flavicollis Bonn	277	♂	116	124	24,6	19,5	25,8	5,0	4,1
A. flavicollis ČSSR	381	♂	86	96	23,2	17	22,4	4,8	4,2
	384	♂	90	107	22,7	17	23,7	5,1	3,8
A. microps ČSSR	380	♀	82	85	18,0	14	21,5	4,6	3,4
	390	♂	80	79	18,6	13	21,1	4,8	3,5
	391	♂	81	86	19,5	14	20,0	4,4	3,5
	392	♀	75	81	18,0	13	20,3	4,6	3,4
	393	♀	76	82	18,8	13,5	20,6	4,4	3,5

In der Fellfärbung weichen *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* aus der ČSSR nicht von Bonner Tieren ab. Die Gelbhalsmäuse zeigen ein deutlich ausgeprägtes Halsband und eine weiße Bauchfärbung mit scharfer Trennlinie zur Rückenfärbung, die Waldmäuse dagegen einen grauen Bauch und einen langgezogenen Kehlfleck. Die Zwergwaldmäuse gleichen mehr Waldmäusen. Ihr Bauch ist grau mit leichtem Anflug von Ockergelb, das sich in dem langgezogenen Kehlfleck und an den Flanken verstärkt. Die Grenze zwischen Rücken- und Bauchfärbung ist bei ihnen nicht so deutlich wie bei *A. flavicollis.* Ihr Haarkleid wirkt feiner und das Haar kürzer. Sie entsprechen in ihrem Aussehen den von Mošanský (1960) beschriebenen Tieren aus den Liptauer Bergen.

Für den elektrophoretischen Vergleich wurden dieselben 11 Proteine untersucht, die schon für die übrigen 4 Arten betrachtet wurden (Gemmeke 1980). Von ihnen waren 5 Proteine bei *A. microps* monomorph und dieselben wie bei *A. sylvaticus* und *A. flavicollis*:

Tabelle 3

Allelfrequenzen von 6 Proteinen bei *A. sylvaticus*, *A. flavicollis* und *A. microps*

Bezeichnung der Allele wie bei Gemmeke (1980)

Art	n	MDH (NADP) Allele				IDH_1			α-GPD		IPO		Al		6-PGP	
		b	c	d	f	b	c	e	a	d	b	c	a	b	a	b
A. sylvaticus Bonn u. ČSSR	107	0,99	0,01				0,02	0,98	0,06	0,94	1,00		1,00		1,00	
A. flavicollis Bonn u. ČSSR	25			0,84	0,16	1,00				1,00		1,00		1,00	0,78	0,22
A. microps ČSSR	5			1,00				1,00	0,70	0,30		1,00	1,00		1,00	

MDH (NAD), IDH_2, GOT, LDH_1, LDH_2. Die Konstellation der übrigen 6 Proteine ergibt sich aus Tabelle 3, in der auch die Ergebnisse aus der früheren Arbeit über *Apodemus* (Gemmeke 1980) übernommen wurden. Da die Wald- und Gelbhalsmäuse aus der Tschechoslowakei von den Bonnern nicht abweichen, wurden sie gemeinsam aufgeführt.

Der Vergleich der 11 untersuchten Proteine hat ergeben:

1. Die Waldmaus und die 2 Gelbhalsmäuse aus der ČSSR stimmen in ihren Allelen mit den häufigsten bei den Bonner Tieren überein.
2. *A. microps* stimmt in zwei Proteinen (Al a, IDH_1 e) mit *A. syvaticus* überein, unterscheidet sich darin aber von *A. flavicollis*. Umgekehrt sind zwei weitere dieselben wie bei *A. flavicollis* [MDH(NADP) d, IPO c], aber anders als bei *A. sylvaticus*. Bei α-GPD zeigen *A. microps* zu 70 % das Allel α-GPD a, das sonst bei Waldmäusen nur sehr selten und bei Gelbhalsmäusen noch nicht gefunden wurde.
3. Allele, die nur bei *A. microps*, nicht aber bei den anderen *Apodemus*arten vorkommen, konnten unter den hier untersuchten Proteinen nicht festgestellt werden.

Die Zwergwaldmäuse aus der Tschechoslowakei können nach diesen Befunden nicht als Unterart von *A. sylvaticus* angesehen werden. Sie unterscheiden sich deutlich in zwei von 11 Proteinen. Da der gleiche Unterschied auch zu *A. flavicollis* besteht, bietet sich eine Abstandsbestimmung nicht nur aus den völlig unterschiedlichen Allelen, sondern auch aus den unterschiedlichen Frequenzen gleicher Allele an. Die Ermittlung der Abstandsmaße erfolgte nach der Berechnung von Rogers (1972). Die entsprechenden Werte zwischen 4 Arten der *Sylvaemus*gruppe sind in Tabelle 4 wiedergegeben.

Der „genetische" Abstand zwischen *A. sylvaticus* und *A. microps* ist mit D = 0,241 am geringsten, etwas größer dagegen (D = 0,280) zwischen *A. flavicollis* und *A. microps*. Deutlich weiter voneinander entfernt stehen Wald- und Gelbhalsmäuse (D = 0,381). Der Abstand ist sogar noch größer als der zwischen *A. microps* und *A. mystacinus* (D = 0,337). Dieses Ergebnis spricht eindeutig für eine Eigenständigkeit von *A. microps* innerhalb der *Apodemus*gruppe.

Tabelle 4

Abstandsmaße D zwischen 4 Arten der Gattung *Apodemus*

Für die Berechnung der *A. mystacinus*-Werte wurden die Allelfrequenzen aus der Arbeit von Gemmeke (1980) übernommen

	A. flavicollis	*A. microps*	*A. mystacinus*
A. sylvaticus	0,381	0,241	0,450
A. flavicollis		0,280	0,468
A. microps			0,337

Diskussion

Steiner (1978) schreibt, daß auch heute noch russische Autoren *A. microps* nicht für eine eigene Art halten. Sie bezweifeln offenbar, daß Merkmalsunterschiede zwischen *A. sylvaticus* und *A. microps,* die hauptsächlich auf der Größendifferenz einiger Körper- und Schädelmaße beruhen, die Art genügend charakterisieren. *A. microps* scheint auf den ersten Blick nur eine kleine Waldmaus zu sein, die wohl im Süden der UdSSR auch als solche angesehen wird. Die Eigenständigkeit als Art gilt heute aber auf Grund umfangreicher Studien zumindest für die Tschechoslowakei und Österreich als gesichert (Kratochvíl und Rosicky 1952; Pelikán 1964; Steiner 1968), da Zwergwaldmäuse dort an vielen Stellen sympatrisch mit Wald- und Geldhalsmäusen morphologisch deutlich abgrenzbar vorkommen. So stammen auch die Tiere der hier untersuchten drei *Apodemus*arten vom selben Fangplatz. Wie sich gezeigt hat, sind neben den morphologischen Unterschieden auch die Proteinunterschiede zwischen Wald- und Zwergwaldmäusen deutlich. Handelte es sich bei *A. microps* um eine Unterart von *A. sylvaticus,* so würde ihr Proteinmuster zu dem der Waldmäuse nur in einigen Allelfrequenzen variieren und nicht Allele aufweisen, die bisher nur bei *A. flavicollis* gefunden wurden. Angenommen, europäische Waldmauspopulationen könnten auch Gelbhalsmaus-Allele besitzen wie solche von Nepal (Gemmeke und Niethammer 1982), so dürfte keine Waldmaus mit typisch europäischem Muster am selben Fangort auftreten, wie sie jedoch gefunden wurde. Ebenso besitzen die zwei Gelbhalsmäuse aus demselben Gebiet das typische Proteinmuster mitteleuropäischer *A. flavicollis.* Auf Grund dieser Befunde können die Zwergwaldmäuse als eigene Art angesehen werden.

Nach den Abstandsmaßen sind die Zwergwaldmäuse mit den Waldmäusen am nächsten verwandt. Dieses Ergebnis basiert aber allein auf den unterschiedlichen Frequenzen gleicher Allele. Schaut man dagegen allein auf die unterschiedlichen Allele, so unterscheidet sich *A. microps* in je zwei Proteinen sowohl von *A. sylvaticus* als auch von *A. flavicollis.* Diese Proteine sind zudem in Mitteleuropa bei beiden Arten verschieden. Eine größere Anzahl untersuchter Proteine dürfte das Verhältnis zu der einen oder anderen Seite verschieben, wie Csaikl et al. (1980) angeben. Nach ihnen unterscheidet sich *A. microps* von *A. sylvaticus* in 5 [LDH_2, MDH (NADP), IPO (= SOD), Tf, PA], von *A. flavicollis* in 2 (Tf, PA) von 18 Proteinen. Betrachtet man die Unterschiede genauer, so geben sie dennoch keinen eindeutigen Hinweis auf die Verwandtschaft mit *A. microps*:

LDH_2: Bei diesem Protein war weder hier noch in früheren Untersuchungen ein Unterschied zwischen *A. flavicollis* und *A. sylvaticus* – vielleicht methodisch bedingt – erkennbar. Deshalb konnte ich auch für *A. microps* keinen Unterschied finden.

MDH (NADP) und IPO (= SOD): Die von Csaikl et al. (1980) festgestellten Unterschiede entsprechen den hier vorgefundenen.

Tf und PA: Diese stark variablen, polymorphen Proteine können für einen Artvergleich nur bedingt eingesetzt werden, da bei ihnen mit großer Wahrscheinlichkeit mit zufälliger

Übereinstimmung in elektrophoretischen Eigenschaften bei nicht homologen Varianten zu rechnen ist. So habe ich allein bei *A. sylvaticus* aus der Population vom Neusiedler See 4 Allele von Tf nachgewiesen (GEMMEKE 1980). Dagegen haben CSAIKL et al. (1980) weder bei PA noch bei Tf einen Polymorphismus festgestellt. Nur *A. microps* soll darin jeweils eine unterschiedliche Proteinbande besitzen. Hier hingegen hat sich gezeigt, daß die Post-Albumin-Bande der Zwergwaldmäuse mit der bei Waldmäusen am häufigsten vorkommenden Bande gleich ist. Bei *A. flavicollis* wurde PA nicht nachgewiesen. Transferrin ist bei *A. microps* polymorph und zeigt in einigen Allelen Übereinstimmung mit *A. flavicollis*.

Al: Albumin führen CSAIKL et al. (1980) nicht auf, während hier eindeutig ein Unterschied vorliegt.

IDH_1: Dieses Enzym konnte von den genannten Forschern elektrophoretisch nicht nachgewiesen werden, zeigt aber unterschiedliche Banden bei Wald- und Gelbhalsmäusen und unterscheidet sich bei *A. microps* von *A. flavicollis*.

Zieht man die Bilanz aus dem Vergleich dieser beiden Untersuchungen, so wird deutlich, daß die Ergebnisse sich nur in einem Protein (LDH_2) widersprechen. Falls LDH_2 bei *A. microps* von dem bei *A. sylvaticus* abweicht und mit dem bei *A. flavicollis* übereinstimmt, könnte *A. microps* wieder näher zu *A. flavicollis* gestellt werden. So fand STEINER (1968), daß auch das Verhältnis Diastema/Gaumenspaltenlänge von *A. microps* besser zu dem von *A. flavicollis* paßt. Dagegen entsprechen Färbung und Aussehen mehr *A. sylvaticus*.

Auf Grund dieser Befunde muß die Frage nach der näheren Verwandtschaft von *A. microps* zu *A. sylvaticus* oder *A. flavicollis* zunächst offen bleiben. Als positives Ergebnis ist hervorzuheben, daß *A. microps* sicher enger mit Wald- und Gelbhalsmäusen verwandt ist als mit den übrigen *Apodemus*arten, da bei ihm, soweit sicher zu beurteilen, nur Allele dieser beiden Arten vorliegen. Stark variable, polymorphe Proteine sollen dabei, wie schon erwähnt, unberücksichtigt bleiben.

Ein ähnliches Ergebnis brachten die Proteine der Waldmäuse aus Nepal (GEMMEKE und NIETHAMMER 1982). Auch bei diesen lagen typische Gelbhalsmaus-Allele vor, aber andere als bei *A. microps*. Tabelle 5 gibt einen Überblick über die Verteilung der Allele in den 4 Gruppen und bei *A. mystacinus*. Dabei lassen sich die Allele von Al und IPO zwanglos klassifizieren: Ursprüngliche (plesimorph) müßten IPO c und Al a sein, abgeleitete (apomorph) IPO b und Al b. Al b ist bezeichnend für *A. flavicollis* und IPO b für *A. sylvaticus* in Europa. Widersprüchlich ist die Verteilung bei den beiden anderen Enzymen.

Tabelle 5

Allelverteilung von 4 Proteinen bei *A. flavicollis*, *A. sylvaticus* (Europa und Nepal), *A. microps* und *A. mystacinus*

(s. GEMMEKE 1980; GEMMEKE und NIETHAMMER 1982)

Allele		*A. flavicollis*	*A. sylvaticus*		*A. microps*	*A. mystacinus*
			Europa	Nepal		
MDH (NADP)	a					×
	b		+	+		
	d	○			○	
IDH_1	b	○		○		
	d					×
	e		+		+	
IPO	b		+			
	c	○		○	○	○
Al	a		+	+	+	+
	b	○				

Abwechselnd sind einmal die Allele von *A. microps* und *A. flavicollis* gleich, dann wieder die von *A. microps* und *A. sylvaticus*. Ursprüngliche und abgeleitete Allele sind in diesem Fall nicht auszumachen. Bei der Konstruktion eines phylogenetischen Stammbaums wären mehrere Alternativen möglich, die mit gleicher Wahrscheinlichkeit zutreffen könnten. Erst weitere Untersuchungen an *Apodemus* aus Osteuropa, Vorder- und Mittelasien könnten hier Klarheit bringen.

Zusammenfassung

Apodemus microps wurde proteinelektrophoretisch mit *A. sylvaticus* and *A. flavicollis*, den nächstverwandten *Apodemus*arten aus Europa, verglichen. In 2 von 11 untersuchten Proteinen unterschied er sich von *A. sylvaticus* und in zwei anderen von *A. flavicollis*. Damit wurde die Einordung dieser Tiere als 5. europäische *Apodemus*art bestätigt. Da bei *A. microps* zu gleichen Teilen *A. sylvaticus*- und *A. flavicollis*-Allele vorlagen, konnte die Frage nach der näheren Verwandtschaft zu der einen oder anderen Art nicht geklärt werden. Das Ergebnis stützt vielmehr die Eigenständigkeit dieser Art innerhalb der *Sylvaemus*gruppe.

Literatur

Csaikl, F.; Engel, W.; Schmidtke, J. (1980): On the biochemical systematics of three *Apodemus* species. Comp. Biochem. Physiol. **65 B,** 411–414.

Gemmeke, H. (1980): Proteinvariation und Taxonomie in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia). Z. Säugetierkunde **45,** 348–365.

Gemmeke, H.; Niethammer, J. (1982): Zur Charakterisierung der Waldmäuse *(Apodemus)* Nepals. Z. Säugetierkunde **47,** 33–38.

Kratochvíl, J.; Rosicky, B. (1952): K Bionomii a Taxonomii Mysi Rodu *Apodemus,* Zijicich v Ceskoslovensku. Zool. listy **1,** 57–70.

Mošanský, A. (1962): Einige Bemerkungen zu den Arten *Apodemus* aus den Liptauer Bergen. Symposium Theriologicum, Brno 214–218.

Niethammer, J.; Krapp, F. (1978) Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. I, Wiesbaden: Akademische Verlagsges.

Pelikán, J. (1964): Vergleich einiger populationsdynamischer Faktoren bei *Apodemus sylvaticus* (L.) und *A. microps* Kr. and Ros. Z. Säugetiere **29,** 242–253.

Rogers, J. S. (1972): Measure of genetic similarity and genetic distance. Studies in Genetic VII. Univ. Tex. Publ. **7213,** 145–153.

Steiner, H. M. (1968): Untersuchungen über die Variabilität und Bionomie der Gattung *Apodemus* (Muridae, Mammalia) der Donau-Auen von Stockerau (Niederösterreich). Z. wiss. Zool. **177,** 1–96.

Steiner, H. M. (1978): *Apodemus microps* Kratochvîl und Rosicky, 1952 – Zwergwaldmaus. In: Niethammer, J.; Krapp, F. (Eds.): Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. I. Wiesbaden: Akademische Verlagsges.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hubert Gemmeke, Zoologisches und Vergleichend Anatomisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn 1

Reproduction, physiological responses, age structure, and food habits of raccoon in Maryland, USA[1]

By J. P. Dunn and J. A. Chapman

Appalachian Environmental Laboratory, Center for Environmental and Estuarine Studies, University of Maryland

Receipt of Ms. 6. 7. 1982

Abstract

Information on reproduction, age structure, physiological responses and food habits was obtained from 493 raccoon carcasses collected in Maryland between July 1975 and June 1978. The reproductive condition of males and females was determined from examination of reproductive tracts. Histological sections of ovaries were examined to detect the presence of corpora lutea and ruptured follicles. In Maryland, most raccoons reach sexual maturity as yearlings (between 1 and 2 years of age) and are in full breeding condition by December. Some juvenile females were found to be capable of mating during their first breeding season. The breeding season extended from February to June with the peak of mating occurring in mid-February. Most births occur during April; however, several unusually late litters were observed during the study. Such litters were thought to have been produced from a second estrous cycle. Mean litter size was 3.2 with juvenile females having a significantly lower mean litter size than adults. Prenatal mortality was estimated at 2.7 %.

The age structure of the population was determined from several methods of age determination including cementum annuli, eye lens weight, epiphysial closure, and tooth wear and development. Over 50 % of the population consisted of juveniles. The mean life span was 1.8 years with a 7.4-year turnover rate.

The adrenal index, condition index, and body fat index were used to assess the physiological response of the raccoon to various environmental and social stimuli. The adrenal index was found to be at its highest point during the breeding season, whereas the condition index and body fat index were at their lowest. This study suggests that raccoons breed while at their lowest body fat and condition indices and while under increased stress. Other factors contributing to the responses exhibited by these indices were dismissed.

Food habits analysis was performed from the stomach contents of 56 individuals. Corn was the dominant plant food and was consumed throughout the year. Predation on mammals and insects comprised most of the animal foods taken.

Introduction

The raccoon *(Procyon lotor)* has been the subject of considerable research throughout most of its range. Some of the more comprehensive studies include those of Stuewer (1943a, 1943b) in Michigan, Stains (1956) in Kansas, Sanderson and Nalbandov (1973) in Illionois, Johnson (1970) in Alabama, Mech et al. (1968) in Minnesota, and Cowan (1973) in Manitoba. No comprehensive study of raccoon ecology has been conducted in Maryland.

Because of the considerable lack of scientific data on the raccoon in Maryland, a study of the raccoon in Maryland was initiated. The main objectives of this study were as follows: 1. To determine the various reproductive parameters for the raccoon in Maryland; 2. To obtain information on population dynamics; 3. To determine the physiological responses of the raccoon as influenced by various invironmental factors; and 4. To identify important seasonal foods of the raccoon in Maryland.

[1] Contribution Number 1358-AEL, University of Maryland, Center for Environmental and Estuarine Studies and a contribution of Federal Aid to Wildlife Restoration W-49-R to Maryland.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4803-0161 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 161–175

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Study areas

During this study raccoons were collected from three regions of Maryland (Fig. 1). The westernmost region is Garrett and Allegany counties and is included in the Appalachian Province of Maryland and is classified as a northern hardwood forest. This is a diverse area with elevations ranging from 180 m in the east to over 1,000 m in the extreme west. Mean annual temperatures range between 8.9 °C and 10.6 °C with 120–150 days per year below

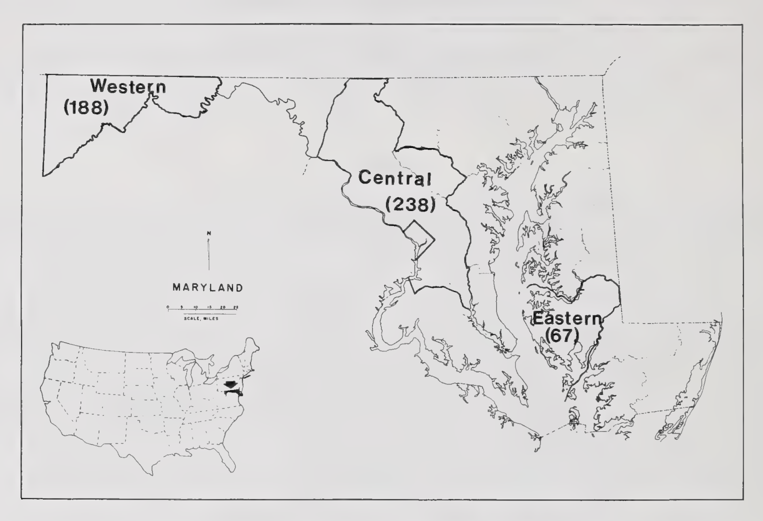


Fig. 1. Number and location of raccoons captured from the three regions of Maryland, 1975–1978

freezing. Average precipitation is 109 cm (Brush et al. 1977). Most of the raccoons from Garrett County were collected in the Savage River State Forest which contains 21,356 ha of woodlands.

The second study area is located in the central part of the state and lies within the Piedmont Province of Maryland with the exception of Prince Georges County, which occurs in the Coastal Plain Province. The counties of Frederick, Montgomery, Howard, and Prince Georges were the primary sites of collection for raccoons. Elevations range from 91 m in Howard County to 335 m in the northwestern part of Frederick County. Mean temperatures range between 11.1 °C and 12.8 °C with an average of 110 days below freezing. Average precipitation for the region is 104 cm (Brush et al. 1977).

The third study area was located entirely within Dorchester County on the eastern shore of Maryland. Elevations range from sea level to 3 m. The mean average temperature is 14 °C and the number of days below freezing averages 100. Annual precipitation averages 109 cm (Brush et al. 1977). Fishing Bay Wildlife Management Area was the primary site for collection of raccoons. This area is dominated by tidal marsh with small areas of woodlands present.

Material and methods

Collection of raccoons

From 1 July 1975 through June 1978, raccoons were collected from the 3 study regions of Maryland. Raccoons were obtained as pelted carcasses from hunters and trappers, road kills, and by trapping with both live traps and steel leghold traps.

Necropsy and laboratory methods

Raccoons were necropsied fresh or after having been frozen. Standard body measurements were taken in millimeters and body weight was recorded to the nearest gram. The heart, spleen, kidneys, adrenal glands, and reproductive organs were weighed to the nearest .001 g on a top-loading Mettler balance (Model P163). Reproductive organs and adrenal glands when removed were preserved in Bouin's fluid for later study.

The reproductive condition of males was determined from testicular and epididymal weights and smears. The right testis was separated from the epididymis and weighed. Smears from the right testis and epididymis were examined with a compound microscope at 40× to estimate the ralative numbers of sperm present. A scale of 0 to 3 was used to describe the relative abundance of sperm as follows: 0 = no sperm present; 1 = infrequent sperm; 2 = frequent sperm; 3 = masses of sperm.

Reproductive tracts of female raccoons were removed and examined for visible signs of pregnancy, resorbing embryos, and placental scars. Vaginal smears were examined with a compound microscope at 40× for the presence of sperm. Ovarian sections 10 microns thick were stained and examined for the presence of corpora lutea and ruptured follicles. Females who had corpora lutea but showed no visible signs of pregnancy were considered to be either pregnant or pseudopregnant.

Ovulation rates were determined by noting the number of corpora lutea per female. Corpora lutea are reliable indications of ovulation in the raccoon since each egg ovulated is immediately followed by the formation of a corpus luteum, regardless of whether the egg is fertilized (Sanderson and Nalbandov 1973). Prenatal mortality was estimated by comparing the number of corpora lutea with the number of viable fetuses present.

Fetuses were removed from the uteri of pregnant females and sexed when possible. Ages of fetuses were determined by measuring the uterine swellings of pregnant females (Sanderson and Nalbandov 1973). Dates of conception and parturition were determined by extrapolating from the age of fetuses using a 63-day gestation period (Llewellyn 1953).

Litter size was determined from the number of fetuses present and by counts of recent placental scars. Placental scars were not counted in pregnant females, since pregnancy tended to obscure the scars. Sanderson and Nalbandov (1973) reported that each embryo that reaches 1 month of age is represented by a scar that persists for 10 to 30 months.

Determination of age

In this study, cementum annuli were used to assign raccoons into year classes (Grau et al. 1970; Johnson 1970). The lower canine tooth was extracted from each raccoon and placed in 5 % nitric acid until fully decalcified. Teeth then were sectioned on a freezing microtome (International Cryostat Model CTL) at −20 °C and stained with Harris Haematoxylin. Sections then were examined under the light microscope at 10×.

The different age classes were defined as follows:

1. Juveniles – less than 1 year of age.
2. Adults – animals 1 year of age or greater. Sometimes it was necessary to analyze yearling age class (between 1 and 2 years of age) separately.

Physiological indices

Three morphological indicators were used to measure the physiological response of the raccoon: the adrenal index, the condition index, and the body fat index. While nothing is known about factors affecting the physiological indices of raccoons, we used three groups: classification variants, reproductive variants, and environmental variants (Chapman et al. 1977). The classification variants investigated were sex, age, and the location of capture. Reproductive variants included paired testes weights, paired testes weight/body weight, and number of fetuses. Environmental variants included mean temperature, mean precipitation, and the number of days above 0 °C during the month of capture. The adrenal index was defined as:

$$\text{Adrenal Index} = \frac{\text{total adrenal weight (g)}}{\text{body weight (g)}} \times 10^4$$

which gives the proportion of adrenal tissues per gram of body weight. This index generally varied between 1 and 10. An individual with a high ratio of adrenal tissue to body weight would, therefore, be experiencing a high degree of stress and vice versa (Chapman et al. 1977).

The condition index used in this study was similar to that used by Chapman et al. (1977) for the cottontail. The condition index was defined as:

$$\text{Condition Index} = \frac{W}{L^3} \times 10^4$$

where W is the weight in grams and L is the maximum body length in decimeters from the tip of the nose to the tip of the middle toe of a fully extended raccoon. The assumption behind the use of the condition index was that as the more weight a raccoon accumulates in proportion to its length, the better its physical condition (Johnson 1970).

An index similar to that of Johnson (1970) and Chapman et al. (1977) was used to describe the amount of body fat present in the raccoon. Qualitative estimates were based on a scale from 1 to 4 as follows:

1. No fat present on the stomach, mesenteries, or kidneys.
2. Slight amounts of fat present around the kidneys with a small amount on the mesenteries and ventral side of stomach.
3. Moderate amounts of fat surrounding the kidneys, but not totally covered. Moderate amounts of fat on the mesenteries and stomach.
4. Heavy deposits of fat completely covering the kidneys. Mesenteries and stomach covered with fat.

Food habits

The food habits of Maryland raccoons were determined by examing stomach contents. Only the stomachs from those animals that had experienced an instantaneous death (i.e., hunting or roadkills) were used, because trapped raccoons contained large amounts of incidental material and bait. Stomachs were removed from carcasses that were either fresh or had been frozen. Stomach contents then were segregated by species when possible.

Statistical anlysis

The statistical tests used to analyze the physiological indices with the different environmental variants were: two-way analysis of variance with unequal subclasses and Duncan's New Multiple Range Test modified for unequal subclass sizes (Steel and Torrie 1960). Other statistical tests included the Chi-square and Student's t-test, as well as Spearman's Rank Correlation test (Steel and Torrie 1960). Many of the statistical tests were performed on a Univac 1004 using the Statistical Package for the Social Sciences (SPSS). Statistical tests were considered significant when $P < 0.05$ and highly significant when $P < 0.01$.

Results and discussion

Reproduction

Male reproductive cycle

The reported age at which raccoons first breed is inconsistent. Llewellyn (1952) reported that the number of breeding juveniles on the Patuxent Wildlife Refuge in Maryland was insignificant. Similarly, other investigators have concluded that raccoons generally are not

Table 1

Occurrence of sperm in the testes and epididymides of yearling (from 1 to 2 years of age) raccoons collected in Maryland from July 1975 to May 1978

Month	Percent with sperm	N
April	0	1
May	0	7
June	0	9
July	0	10
August	0	5
September	43	7
October	100	2
November	80	5
December	100	6
January	–	0
February	100	6
March	100	6

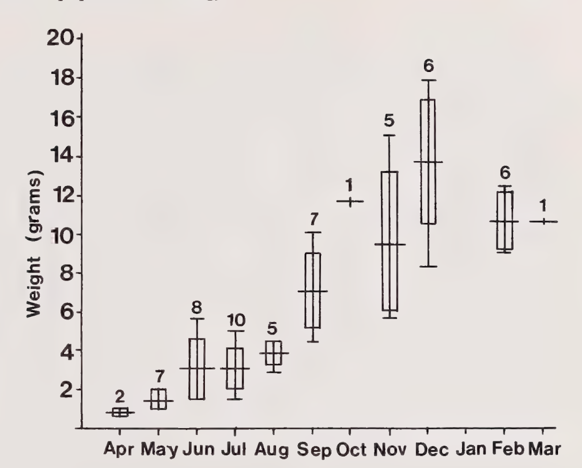


Fig. 2. Monthly variations in the average weight of both testes in yearling raccoons collected from Maryland, 1975–1978. Vertical bars represent standard deviations, vertical lines represent ranges, and numbers are sample sizes

sexually mature until their second breeding season (Stuewer 1943a; Cowan 1973; Fritzell 1978a). However, in Alabama, Johnson (1970) found sperm in the testes and epididymides of a juvenile raccoon in December. Sanderson and Nalbandov (1973: 36) reported that "from one-half to two-thirds of the juvenile male raccoons are sexually mature by the time they are 1 year old . . ." in Illinois, but noted that they became reproductively active 3 to 4 months later than did adults.

In Maryland, the majority of male raccoons reach sexual maturity as yearlings. Most yearlings had reached sexual maturity by December when they were about 20 months of age with maximum testes weights occurring during this month (Table 1, Fig. 2). Sperm was first present in the testes of yearling raccoons when paired testes weights reached 5.0 g; however, it was not determined if such raccoons were capable of fertile matings. Breeding by juvenile males (≤ 12 months of age) was negligible (Table 2, Fig. 3). Only 1 of 71 juveniles examined contained sperm in the testes and/or epididymides. This juvenile was collected in March and its paired testes weighed 10.9 g. A sperm count of one or less taken from the epididymides indicated that the ability for fertile matings was doubtful.

Table 2

Occurrence of sperm in the testes and epididymides of 131 adult and 71 juvenile (< 12 months of age) raccoons collected in Maryland from July 1975 to May 1978

Month	Adults		Juveniles	
	Percent with sperm	N	Percent with sperm	N
January	100	2	0	3
February	100	15	0	12
March	100	9	25	4
April	90	10	0	1
May	50	14	–	0
June	39[1]	18	0	1
July	6	18	0	3
August	0	8	0	7
September	36	11	0	5
October	100	4	0	4
November	92	12	0	19
December	100	10	0	12

[1] One adult male in June had sperm in the testes only and another male had sperm only in the epididymides.

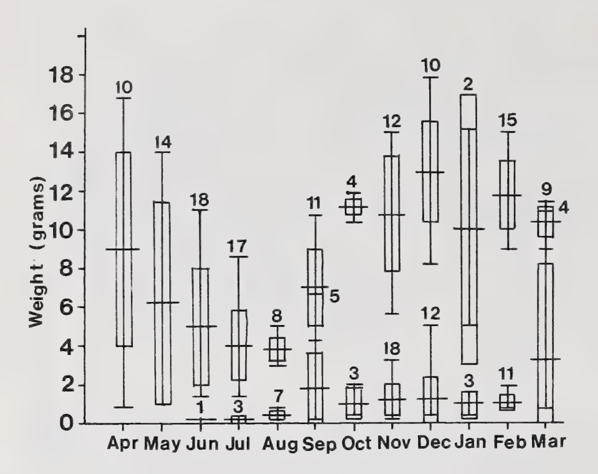


Fig. 3. Monthly variations in the average weight of both testes in adult (> 12 months of age) (top of graph) and juvenile (< 12 months of age) (bottom of graph) raccoons collected from Maryland, 1975–1978. Vertical bars represent standard deviations, vertical lines represent ranges, and numbers are sample sizes

Adult male raccoons in Maryland exhibited a seasonal variation in paired testes weights (Fig. 3). The average weight of paired testes of adult raccoons (≥ 12 month of age) was the lowest during July and August. Testes weights then began increasing during the fall months and reached a maximum of 13.0 g during December. This value was 3.4 times greater than the minimum summer paired testes weight. Most yearling and adult males were probably in breeding condition from October through April as indicated by the presence of sperm (Table 2). Both adult and yearling raccoons obtained their maximum testes weight during December, approximately 2 months prior to the peak of mating (February 16). Sanderson and Nalbandov (1973) and Johnson (1970) also reported maximum weights occurring several weeks prior to the peak of mating. This phenomenon may help to insure that all adult males are in breeding condition well before females and thereby decrease the proportion of females that fail to conceive.

Female reproductive cycle

The ovaries of juvenile (< 12 months of age) nulliparous females showed a uniform rate of increase in weight from birth through October (Fig. 4). The ovaries of juveniles (< 12 months of age) reached their maximum average weight during October, approximately 4

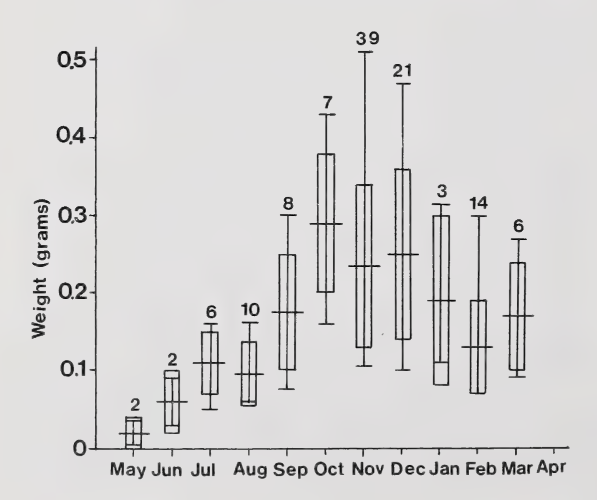


Fig. 4. Monthly variations in the average weight of both ovaries from nulliparous juvenile (< 12 months of age) raccoons collected in Maryland, 1975–1978. Vertical bars represent standard deviations, vertical lines represent ranges, and numbers are sample sizes

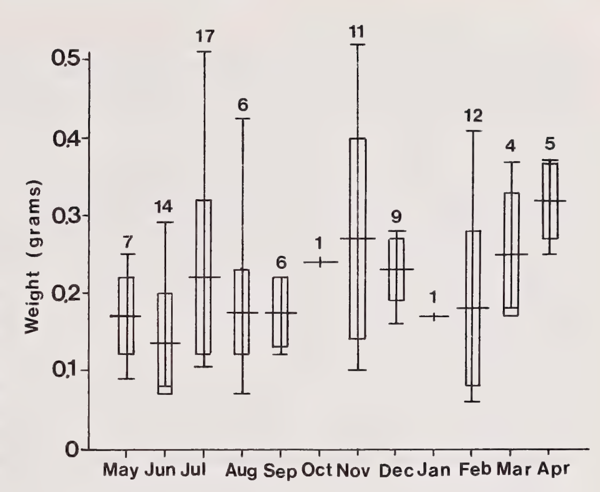


Fig. 5. Monthly variations in the average weight of both ovaries from parous raccoons collected in Maryland, 1975–1978. Vertical bars represent standard deviations, vertical lines represent ranges, and number are sample sizes

months prior to the peak of mating (February 16). A decline in mean ovarian weight then occurred from December to February.

A seasonal variation in the average ovary weight of parous females was evident (Fig. 5). Parous females exhibited two annual peaks in mean ovarian weights. The first occurred in November an was followed by a decline into the peak of the breeding season. The second and highest mean ovarian weight was recorded in April, the month in which the greatest number of litters was produced (Fig. 5).

Some female raccoons are first capable of breeding as juveniles although the proportion breeding varies. Stuewer (1943a) and Sagar (1956) reported up to 50 % of the females in Michigan and Ohio as having mated during their first year. Jungi and Sanderson (1982)

Table 3

Monthly reproductive status of 77 adult (> 12 months of age) and 43 juvenile (< 12 months of age) raccoons collected February–July from the three regions of Maryland

Month	No.	Pregnant or pseudopregnant	Post-partum lactating	Percent pregnant or pseudopregnant
		Adults		
February	18	2	0	11.1
March	4	3	0	75.0
April	8	4	0	50.0
May	9	0	1	0.0
June	19	1	2	5.3
July	19	1	1	5.3
Total	77	11	4	14.3
		Juveniles and yearlings[1]		
February	14	1	0	7.1
March	6	1	0	16.7
April	3	1	0	33.3
May	5	0	0	0.0
June	6	0	0	0.0
July	9	1	2	11.1
Total	43	4	2	9.3

[1] During April (mean birth date April 19), juveniles entered the yearling age class.

found 27 of 37 females (73.0 %) mated successfully before reaching their first birthday. Less than 10 % of the juvenile females in Minnesota (Schoonover 1950) and Alabama (Johnson 1970) had mated. Fritzell (1978a) reported 2 of 14 yearling females collected in North Dakota became pregnant prior to 1 July.

Table 4

Estimated number of days prior to birth, date of birth, and date of conception based on the measurement of uterine swellings in raccoons from Maryland, 1975–1978

Largest measurement of uterine swellings millimeters[1]	Days prior to birth	Date of birth	Date of conception	Region of capture
61 (4)	17	19 April 1976	17 February 1976	Western
95 (3)	1	9 April 1976	7 February 1976	Western
50 (3)	23	28 July 1976	27 May 1976	Western
23 (4)	37	29 August 1976	27 June 1976	Central
81 (4)	8	18 April 1977	15 February 1977	Eastern
8 (3)	55	21 April 1977	18 February 1977	Central
85 (4)	5	5 June 1977	4 April 1977	Western
19 (3)	38	16 April 1978	13 February 1978	Central
35 (3)	33	10 May 1978	8 March 1978	Eastern
95 (2)	1	10 April 1978	7 February 1978	Eastern

[1] Numbers in parentheses indicate number of fetuses in uterus.

Examination of the 43 juvenile and yearling females collected during this study indicated 9.3 % were either pregnant or pseudopregnant (Table 3). Of 77 adult females, 11 (14.3 %) were pregnant or pseudopregnant. The highest percentage of females pregnant or pseudopregnant occurred during March and April for both juvenile and adult females. The percentages of females pregnant or pseudopregnant were low compared to those reported for Illinois (Jungi and Sanderson 1982), Michigan (Stuewer 1943a) and Ohio (Sagar 1956). Live trapping and leg hold trapping were the primary methods used to collect females during the parturition season. This may have biased our sample towards non-pregnant females if pregnant females spent less time foraging or spent more time at den sites.

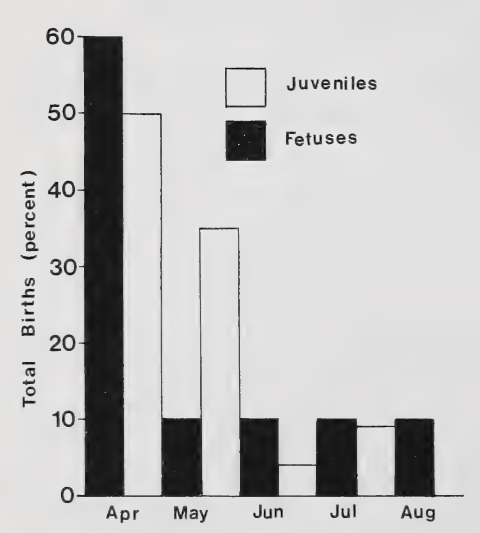


Fig. 6. Distribution of birth dates of 22 juvenile raccoons and 10 intrauterine litters collected from three regions of Maryland, 1975–1978

Duration and onset of breeding

The earliest conception date was February 7 and the latest June 27 (Table 4). The majority of conception occurred during the second and third week of February. The mean birth date for these 10 litters was estimated to be April 19 (excluding 3 late litters). The earliest birth date was April 9; the latest, August 19. The distribution of birth dates based on 22 juveniles from 10 intrauterine litters indicated litters were born from April through August with 50 to 60 % of the total births occurring during April (Fig. 6).

The breeding season in Maryland agrees with that reported for this same general latitude (Sagar 1956; Sanderson and Nalbandov 1973). Due to the small number of breeding adults collected from western Maryland, it was not possible to compare differences in the onset of breeding between regions.

Bissonette and Csech (1938, 1939) have shown that the onset of breeding may be controlled by langthening photoperiod. Also, low temperatures or severe weather may inhibit the onset of breeding by restricting the movements of males in search of estrous females (Sanderson and Nalbandov 1973). If a female fails to mate during her first estrus, aborts, or loses her litter soon after birth, she may go through a second estrus after 80–140 days (Sanderson and Nalbandov 1973). This second estrus will result in unusually late litters being produced. Reports of late litters are numerous in the literature (Berard 1952; Stuewer 1943a; Whitney and Underwood 1952; Sanderson and Nalbandov 1973). During this study, 3 late intrauterine litters were observed during 1976 and 1977. It was estimated these would have given birth June 5, July 28 and August 29. Adverse weather during the early spring of 1976 and 1977 may have prevented conception during the initial estrus, resulting in late born young produced from a second estrous cycle. The majority of births in Maryland occur during April and May. The date of birth is usually late enough to avoid severe weather in the spring and early enough to allow maximum growth of the young before winter. Late born litters probably experience greater mortality rom depletion of fat reserves during the late fall and winter than those born earlier. The timing of birth may be especially critical for litters born in the westernmost counties of Maryland where weather conditions and the availability of food may limit the growth and maturation period. These conclusions are supported by the findings of Mech et al. (1968) for raccoons in Minnesota.

Litter size

Data on litter size was obtained from 10 pregnant females by noting the number of fetuses per female and from recent placental scar counts (Table 5). No significant difference was found between litter size estimated by the number of fetuses present and by placental scars ($P > 0.05$). Thus, these data were combined and the mean litter size based on 84 litters was 3.2.

There is much geographical variation in raccoon litter size with a trend towards larger litters in the more northern latitudes (Llewellyn 1952). Litter sizes range from 4.8 in

Table 5

Mean litter size of raccoons from Maryland as determined by number of embryos and placental scars, 1975–1978

Litter size as indicated by	Number of litters	Mean litter size	Range	Standard deviation
Embryos	10	3.30	2–4	0.675
Placental Scars	74	3.23	1–5	0.837
Embryos and placental scars combined	84	3.24	1–5	0.816

Manitoba and North Dakota (Cowan 1973; Fritzell 1978a) to 1.9 in North Carolina (Llewellyn 1952). In Ohio, Sagar (1956) reported a mean litter size of 3.6, and in Illinois Sanderson (1960) reported a mean litter size of 3.5. In this study, the mean litter size of 3.2 was similar to that reported for this latitude, but was higher than the 2.3 value previously reported by Llewellyn (1952) for the raccoon in Maryland.

Whitney and Underwood (1952) indicated that young female raccoons produce smaller litters during their first parturition than older parous females. Cowan (1973) also

found juvenile females to be less fecund than adults. In Maryland, juvenile females also had a significantly lower mean litter size (2.8) than adults (3.4), ($t = -2.86$, $df = 67$, $P < 0.001$). Smaller litters could be an adaptive mechanism by which younger, smaller females are selected against rearing normal size litters during a period of environmental and social stress. During their first winter, juvenile females may use up most of their fat reserves for growth and development of body tissues and, therefore, have little available during the breeding and parturition season. In the wild rabbit *(Oryctolagus cuniculus)*, BRAMBELL (1948) observed that intrauterine mortality was inversely related to the body weight of the mother during pregnancy. This same phenomenon may also be at work in the raccoon. Smaller body size along with the physical demands of pregnancy may reduce the litter size of those juveniles mating their first year. However, JUNGI and SANDERSON (1982) found a small ($P < 0.30$) decline with age of litter size in 64, 1- to 3-year-old female raccoons in Illinois.

Ovulations, resorptions, and embryo locations

The mean number of corpora lutea per female for 15 pregnant or pseudopregnant raccoons was 3.33 ± 0.72 (range 2–4). None of the 33 visible embryos examined during this study were in the process of resorption, indicating post-implantation mortality was negligible. BRAMBELL (1948) has shown that mortality estimates obtained from counts of corpora lutea and fetuses may be underestimated, particularly from ova and fetuses collected during the early stages of pregnancy. However, this low mortality figure still suggests that ova and fetal loss is minimal in Maryland raccoons. JOHNSON (1970) also found no extensive prenatal mortality in Alabama raccoons. In Manitobe, COWAN (1973) estimated prenatal mortality at 8.8 percent for adult females.

Trans-uterine migration has been reported in the raccoon previously (LLEWELLYN and ENDERS 1954; SAGAR 1956). Trans-uterine migration occurred in a minimum of 5 of the 10 pregnant raccoons examined. A minimum of 7 ova crossed to the opposite uterine horn. In one of these females, there were more corpora lutea than fetuses indicating prenatal mortality had occurred. SAGAR (1956) indicated that trans-uterine migration may result in ova loss.

Of the 33 fetuses examined during this study, 16 were implanted in the right uterine horn and 17 in the left uterine horn.

Sex ratio

The sex ratio of 275 raccoons obtained by hunters and trappers was 87 males per 100 females (Table 6). This difference was not statistically significant from a 1:1 ratio ($P > 0.05$). No significant differences were found between the sexes in fetal, juvenile, or adult raccoons. Sex ratios reported in the literature are highly variable and there is no consistent relationship between regions.

Table 6

Sex ratios of fetal, juvenile, and adult raccoons collected from three regions of Maryland, 1975–1978

Age	Male	Female	Males/100 females	Significance level
Fetal	9	11	82	NS
Juvenile[1] (<1 year)	67	87	77	NS
Adults[1] (>1 year)	61	60	102	NS
Adults and juveniles[1]	128	147	87	NS

[1] Sex ratios presented are only for those adults and juveniles collected by hunting and trapping from November 15 to March 15.

Table 7

Age distribution by sex of raccoons collected during the hunting and trapping season (November 15 to March 15) from the three regions of Maryland, 1975–1978

Age in years	1975–1976		1976–1977		1977–1978	
	Male	Female	Male	Female	Male	Female
1	5 (33.3)[1]	9 (75.0)	35 (50.7)	48 (55.2)	27 (61.4)	30 (62.5)
1–2	4 (26.7)	1 (8.3)	15 (21.7)	18 (20.7)	7 (15.9)	12 (25.0)
2–3	3 (20.0)	1 (8.3)	14 (20.3)	10 (11.5)	2 (4.5)	2 (4.2)
3–4	2 (13.2)	1 (8.3)	2 (2.9)	7 (8.0)	5 (11.4)	–
4–5	1 (6.7)	–	3 (4.3)	1 (1.1)	1 (2.2)	3 (6.2)
5–6	–	–	–	3 (3.4)	–	1 (2.1)
6	–	–	–	–	2 (4.5)	–

[1] Numbers in parentheses are the percentages of each age group.

Age structure

The age distribution of Maryland raccoons taken by hunters and trappers (November–March, 1975–1978) is presented in Table 7. Over 50 % of that part of the population collected from hunters and trappers were juveniles. Juveniles may have been more vulnerable to this type of mortality and thereby biased the distribution in favor of juveniles. The percentage of juveniles obtained in this study agrees with those reported for the northern half of the raccoon's range where juveniles made up 41 to 70 % of the population (Llewellyn 1952; Sanderson 1951; Stuewer 1943b). In the southern portion of the range, juveniles range form 25 to 37 % of the population (Cunningham 1962; Johnson 1970). This latitudinal difference in age structure during the hunting and trapping season is probably related to the greater production of young in the northern states, and the greater mortality experienced by juveniles from hunting and trapping in the northern regions.

The proportion of juveniles (J) in this sample was 0.56. Using the method of Petrides (1951), the turnover rate was:

$$T = \frac{\log 0.005}{\log (l\text{–}J)} \, l = 7.44 \text{ years and the mean life span was: } L = \frac{1}{J} \, 1.8 \text{ years}$$

Therefore, Maryland raccoons lived an average of 1.8 years and it took 7.4 years for the original population of 1000 juveniles to be reduced to five individuals. These are the same figures as those reported for Missouri (Sanderson 1951) and Manitoba (Cowan 1973). In Alabama, where winter mortality is less severe, Johnson (1970) found the average longevity to be 3.1 years with a turnover rate of 10.0 years. The higher mortality rate observed for Maryland raccoons may be compensated for by an increased litter size. Chi-square analysis revealed that the age distributions for both males and females were different during the three raccoon trapping seasons investigated. The age distributions were significantly different between the sexes during the 1975–1976 season ($X^2 = 12.25$, $p < 0.01$). The 1977–1978 age distributions for males were different from both the 1975–1976 and 1976–1977 seasons ($X^2 = 7.19$, $p < 0.05$). Also females exhibited differences in age structure between the 1976– 1977 and 1977–1978 seasons ($X^2 = 12.76$, $p < 0.01$).

Physiological responses

Three morphological indicators were used to assess the physiological responses of the raccoon to various environmental stimuli. These were the adrenal index, condition index,

and body fat index. Although little is known about how these indices respond to various stimuli in the raccoon, we assumed such responses would be similar to those reported for various rodents and lagomorphs (Christian 1963; Chapman et al. 1977). Separate analyses were made for males, nonpregnant females and pregnant females, since sex and reproductive status have been shown to affect physiological responses of rodents.

Adrenal index

There were some seasonal variations in the mean adrenal index of both sexes. Mean adrenal indices of males increased significantly to their highest point during the breeding season and then declined significantly to the fall season. Territoriality generally is regarded as being poorly developed in the raccoon (Stuewer 1943a; Urban 1970; Schneider et al. 1971). However, Fritzell (1978b) found evidence of territoriality in North Dakota and stated, "Competition among adult males for access to females appears to be an important function of territoriality in adult male raccoons." Whether territoriality exists or not, generally it is recognized that some kind of social dominance system is at work (Barash 1974; Mech et al. 1966; Johnson 1970). Such social stress among male raccoons competing for females may have caused the higher adrenal indices observed during the breeding season.

Females experienced their highest mean adrenal indices during the summer, but then declined significantly into the fall season. The added stress of lactation and the rearing of young during the summer (May–July) may have resulted in this increase in the adrenal index. Selye (1949) reported enlargement of the adrenal cortex during lactation in mice.

Body fat index

Significant seasonal variations in the mean body fat index of both males and females were apparent. Male and females had significantly higher body fat indices during the winter than the rest of the year. A significant decline occurred in both males and females from winter to spring, and a significant increase was observed from fall to winter. Both sexes had their lowest body fat indices during the breeding season. An inverse correlation was found with the mean temperature during the month of capture ($R = -0.2446$, $p < 0.001$, $df = 221$) for males and nonpregnant females. This probably just reflects the accumulation of body fat during the winter season (November–January) and its subsequent use during late winter and early spring (February–April).

Condition index

A seasonal variation in the mean condition index was observed for both sexes. Both males and females exhibited their lowest mean condition index during the breeding season. Females showed a significant increase in the condition index from fall to winter, and a significant decline from winter to spring. Females obtained their highest values during the winter and males during the fall. Johnson (1970) found the lowest condition indices during the summer in Alabama raccoons. The earlier breeeding season of Maryland raccoons, coupled with a harsher climate may have caused an earlier decline in the condition index than experienced by Alabama raccoons.

Index interrelationships

Significant correlations were found between the different physiological indices in both males and females. The adrenal index was negatively correlated with the condition index and body fat index ($P < 0.002$) for males, nonpregnant females, and pregnant females. The body fat index was positively correlated with the condition index ($P < 0.005$) for the same

three groups. This suggests that as the physical condition of a raccoon deteriorates, as evidenced by low condition and body fat indices, the adrenal index increases. However, this may also just be a reflection of seasonal changes in body weight.

Such factors as disease, competition for ood, high population densities and varying environmental conditions have caused adrenal enlargement in mice (CHRISTIAN 1963). WILLNER et al. (1979) implicated severe cold as a possible factor contributing to the adrenal responses of nutria in Maryland. In this study, none of the weather variables investigated were correlated with the adrenal index of the raccoon. Therefore, it appears that the raccoon is well adapted to weather conditions in the regions it inhabits since none of the weather variables investigated produced an adrenal response. Unlike the nutria which has only recently been introduced into Maryland, the raccoon enjoys a native status which has allowed it to adapt its physiology to Maryland's climate.

The condition and body fat indices were closely associated. Both indices reached a peak during the winter and then declined sharply to its lowest point during the breeding season. It appears raccoons breed during a period of low physical condition. However, by breeding at this time young are produced in April when conditions are better suited for survival and maximum growth before winter. While raccoons may breed during low physical condition (i.e., low body fat and weight) reproductive condition is at its peak.

Food habits

Animal material was found in approximately half of the stomachs examined. Insects and mammals occupied most of the animal species taken. One of the more important invertebrate species eaten by the raccoon was crayfish *(Cambarus diogenes).*

Corn was the dominant plant food consumed and was found in stomachs throughout the year. LLEWELLYN and UHLER (1952) and STICKEL and MITCHELL (1944) reported on the food habits of the raccoon in Maryland. They similarly found corn to be the major food item especially during the fall and winter months. Other plant foods found in the yearly diet were acorns (*Quercus* sp.), viburnums (*Viburnum* sp.), wild grape (*Vitis* sp.), and persimmon *(Diospyros virginiana).*

Acknowledgements

This paper would not have been possible without the assistance of a great many people . Special thanks are due DUANE PURSLEY, Maryland Wildlife Administration, who provided assistance in many ways throughout the duration of the study. Drs. KENNETH R. DIXON and GEORGE A. FELDHAMER, Appalachian Environmental Laboratory, and THOMAS F. REDICK, Department of Biology, Frostburg State College, offered valuable criticism of the manuscript. We also thank GALE WILLNER CHAPMAN, Appalachian Environmental Laboratory, who provided assistance in the laboratory work and histological technique. FREDERICK SHERFY, BRAD NELSON, RICHARD SPENCER, and RONALD WIGAL, Appalachian Environmental Laboratory, provided valuable assistance throughout the duration of the research. We extend thanks to PAUL CHANEY, LLOYD ABOTT, LEE COOL, and many other members for the Maryland Fur Trappers, Inc., for their cooperation in providing raccoon carcasses for study. MONA DUNN and KATHRYN TWIGG helped in the preparation of the manuscript.

Financial support for this study was provided in part by the Maryland Wildlife Administration, Pittman-Robertson Project No. W-49R-4.

Zusammenfassung

Reproduktion, physiologischer Zustand, Altersstruktur und Nahrungszusammensetzung von Waschbären (Procyon lotor) in Maryland, USA

Angaben über Reproduktion, Altersstruktur, physiologische Zustände und Nahrungsspektrum wurden an 493 von Juli 1975 bis Juni 1978 in Maryland gesammelten Waschbärkadavern gewonnen. Der Reproduktionszustand von ♂♂ und ♀♀ wurde durch Untersuchungen am Reproduktionstrakt ermittelt. Histologische Schnitte von Ovarien wurden auf Corpora lutea und Sprungfollikel durchgesehen. In Maryland erreichen die meisten Waschbären die sexuelle Reife zwischen dem 1. und dem 2.

Lebensjahr. Sie sind im Dezember voll geschlechtsreif. Einige juvenile Weibchen paaren sich bereits in der 1. Brunftperiode. Die Brunftperiode reicht von Februar bis Juni, Mitte Februar ist die Hauptzeit. Die meisten Geburten geschehen im April, aber einige ungewöhnlich späte Würfe wurden ebenfalls festgestellt. Es wird angenommen, daß diese in einem 2. Östruscyclus entstanden. Die mittlere Wurfgröße beträgt 3,4. Juvenile Weibchen haben signifikant kleinere Wurfgrößen als adulte. Pränatale Mortalität wird auf 2,7 % geschätzt.

Die Alterszusammensetzung der Population wurde über mehrere Parameter zur Altersbestimmung ermittelt (cementum annuli, Augenlinsengewicht, Epiphysenschluß, Bezahnung). Über 50 % der Population bestand aus Jungtieren. Die mittlere Lebenserwartung war 1,8 Jahre.

Nebennieren-, Milz-, Konditions- und Körperfett-Indices wurden ermittelt und bewertet als Anzeiger für physiologische Reaktionen der Tiere auf verschiedene Umwelteinflüsse und soziale Stimuli. Der Nebennieren-Index erreichte ein Maximum während der Ranzzeit, wohingegen Konditions- und Körperfett-Indices in dieser Zeit besonders gering waren. Daraus wird geschlossen, daß Waschbären unter zunehmendem Streß ranzen.

Die Nahrungszusammensetzung wurde an Mageninhalten von 56 Individuen ermittelt. Mais erwies sich als dominierende pflanzliche Nahrung während des ganzen Jahres. Zusätzlich wurden Säugetiere und Insekten nachgewiesen.

References

Barash, D. P. (1974): Neighbor recognition in two solitary carnivores: the raccoon *(Procyon lotor)* and the red fox *(Vulpes vulpes)*. Science **185**, 794–796.

Berard, E. V. (1952): Evidence of a late birth for the raccoon. J. Mammalogy **33**, 247–248.

Bissonette, T. H.; Csech, A. G. (1938): Sexual photoperiodicity of raccoons on low protein diet and second litters in the same breeding season. J. Mammalogy **19**, 342–348.

— — (1939): A third year of modified breeding behavior with raccoons. Ecology **20**, 156–162.

Brambell, F. W. R. (1948): Prenatal mortality in mammals. Cambridge Philos. Soc. **23**, 370–407.

Brush, G. S.; Lenk, C.; Smith, J. (1977): The natural forests of Maryland: An evaluation of the vegetative map of Maryland. Dept. Geography and Engineering. The Johns Hopkins Univ., Baltimore, Md.

Chapman, J. A.; Harman, A. L.; Samuel, D. E. (1977): Reproductive and physiological cycles in the cottontail complex in western Maryland and nearby West Virginia. Wildl. Monogr. **56**, 1–73.

Christian, J. J. (1963): Endocrine adaptive mechanisms and the physiological regulation of population growth. In: Physiological Mammalogy. Ed. by Mayer, W. V. and Van Gelder, R. G., New York, N. Y.: Academic Press. **1**, 189–353.

Cowan, W. F. (1973): Ecology and life history of the raccoon in the northern part of its range. Ph. D. Thesis, Univ. of North Dakota, Grand Forks.

Cunningham, E. R. (1962): A study and review of the eastern raccoon *Procyon lotor* (L.) on the Atomic Energy Commission Savannah River Plant. M. S. Thesis, Univ. Georgia, Athens.

Fritzell, E. K. (1978a): Reproduction of raccoons in North Dakota. Am. Midl. Nat. **100**, 253–256.

— (1978b): Aspects of raccoon *(Procyon lotor)* social organization. Can. J. Zool. **56**, 260–271.

Grau, G. A.; Sanderson, G. C.; Rogers, J. P. (1970): Age determination of raccoons. J. Wildl. Manage. **34**, 364–372.

Johnson, S. A. (1970): Biology of the raccoon in Alabama. Ala. Agric. Exp. Stn. (Auburn Univ.).

Jungi, R. E.; Sanderson, G. C. (1982): Age related reproductive success of female raccoons. J. Wildl. Manage. **45**, 527–529.

Llewellyn, L. M. (1952): Geographic variation in raccoon litter size. Presented at 8th Annual Northeastern Wildl. Conf., Jackson's Mill, W. Va.

— (1953): Growth rate of the raccoon fetus. J. Wildl. Manage. **17**, 320–321.

— Enders, R. K. (1954): Trans-uterine migration in the raccoon. J. Mammalogy **35**, 439.

— Uhler, F. M. (1952): The foods of fur animals of the Patuxent Research Refuge, Maryland. Am. Midl. Nat. **48**, 193–203.

Mech, L. D.; Barnes, D. M.; Tester, J. R. (1968): Seasonal weight changes, mortality, and population structure of raccoons in Minnesota. J. Mammalogy **49**, 63–73.

— Tester, J. R.; Warner, D. W. (1966): Fall daytime resting habits of raccoons as determined by telemetry. J. Mammalogy **47**, 450–466.

Petrides, G. A. (1951): The determination of sex and age ratios in the cottontail rabbit. Am. Midl. Nat. **46**, 312–336.

Sagar, R. G. (1956): A study of factors affecting raccoon reproduction in Ohio. M. S. Thesis, Ohio State Univ.

Sanderson, G. C. (1951): Breeding habits and a history of the Missouri raccoon population from 1941 to 1948. Trans. N. Am. Wildl. Conf. **16**, 445–461.

— (1960): Raccoon values-positive and negative. Illinois Wildl. **16**, 3–6.

— Nalbandov, A. V. (1973): The reproductive cycle in the raccoon in Illinois. Illinois Nat. Hist. Survey Bull. **31**, 29–85.

SCHNEIDER, D. G.; MECH, L. D.; TESTER, J. R. (1971): Movements of female raccoons and their young as determined by radio-tracking. Anim. Behav. Monogr. **4**, 1–43.
SCHOONOVER, L. J. (1950): A study of the raccoon (*Procyon lotor hirtus* Nelson and Goldman) in north-central Minnesota. M. S. Thesis. Univ. Minn., St. Paul.
SEYLE, H. (1949): Textbook of Endocrinology, 2nd ed. Acta Endocrinologica, Inc., Montreal.
STAINS, H. J. (1956): The raccoon in Kansas – natural history, management, and economic importance. Univ. of Kansas Mus. Nat. Hist. and State Biol. Survey. Misc. Publ. No. **10**.
STEEL, R. G. D.; TORRIE, J. H. (1960): Principles and procedures of statistics. New York: McGraw-Hill Book Co., Inc.
STICKEL, L. F.; MITCHELL, R. T. (1944): Food habit study of Maryland raccoons. Maryland Conservationist **21**, 26–28.
STUEWER, F. W. (1943a): Reproduction of raccoons in Michigan. J. Wildl. Manage. **7**, 60–73.
— (1943b): Raccoons, their habitat and management in Michigan. Ecol. Monogr. **13**, 203–258.
URBAN, D. (1970): Raccoon populations, movement patterns, and predation on a managed waterfowl marsh. J. Wildl. Manage. **34**, 372–382.
WHITNEY, L. F.; UNDERWOOD, A. B. (1952): The raccoon. Orange, Conn.: Practical Sci. Publ. Co.
WILLNER, G. R.; CHAPMAN, J. A.; PURSLEY, D. (1979): Reproduction, physiological responses, food habits, and abundance of nutria on Maryland marshes. Wildl. Monogr. **65**, 1–43.

Authors' addresses: JOHN P. DUNN, Pennsylvania Game Commission, Rt. 3, Box 61F, Boswell, Penn. 15531, USA; Prof. Dr. JOSEPH A. CHAPMAN, Department of Fisheries and Wildlife, College of Natural Resources, Utah State University, Logan, Utah 84322, USA

Osteological measurements and some remarks on the evolution of the Svalbard reindeer, *Rangifer tarandus platyrhynchus*

By G. F. WILLEMSEN

Institute of Earth Sciences, Utrecht, The Netherlands

Receipt of Ms. 1. 12. 1982

Abstract

Some measurements of the limb bones of *Ranfiger tarandus platyrhynchus* are presented and a comparison with other reindeer subspecies is made. It is pointed out that the Svalbard reindeer shows an interesting parallel with many pleistocene island ruminants. Some remarks on the possible evolution of the Svalbard reindeer are made.

Introduction

The Svalbard reindeer, *Rangifer tarandus platyrhynchus* Vrolik, 1829 is probably the most clearly distinguishable of all subspecies of *Rangifer tarandus* (L., 1758), the reindeer and caribou. The species is highly variable and many different forms can be distinguished. The taxonomy is far from uniform, but there is no doubt about the subspecific rank of *R. t. platyrhynchus.*

The most striking differences with the other subspecies are its small size and its short legs. In this paper I present some measurements on the limb bones of this animal as well as some remarks on its evolution.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4803-0175 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 175–185

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

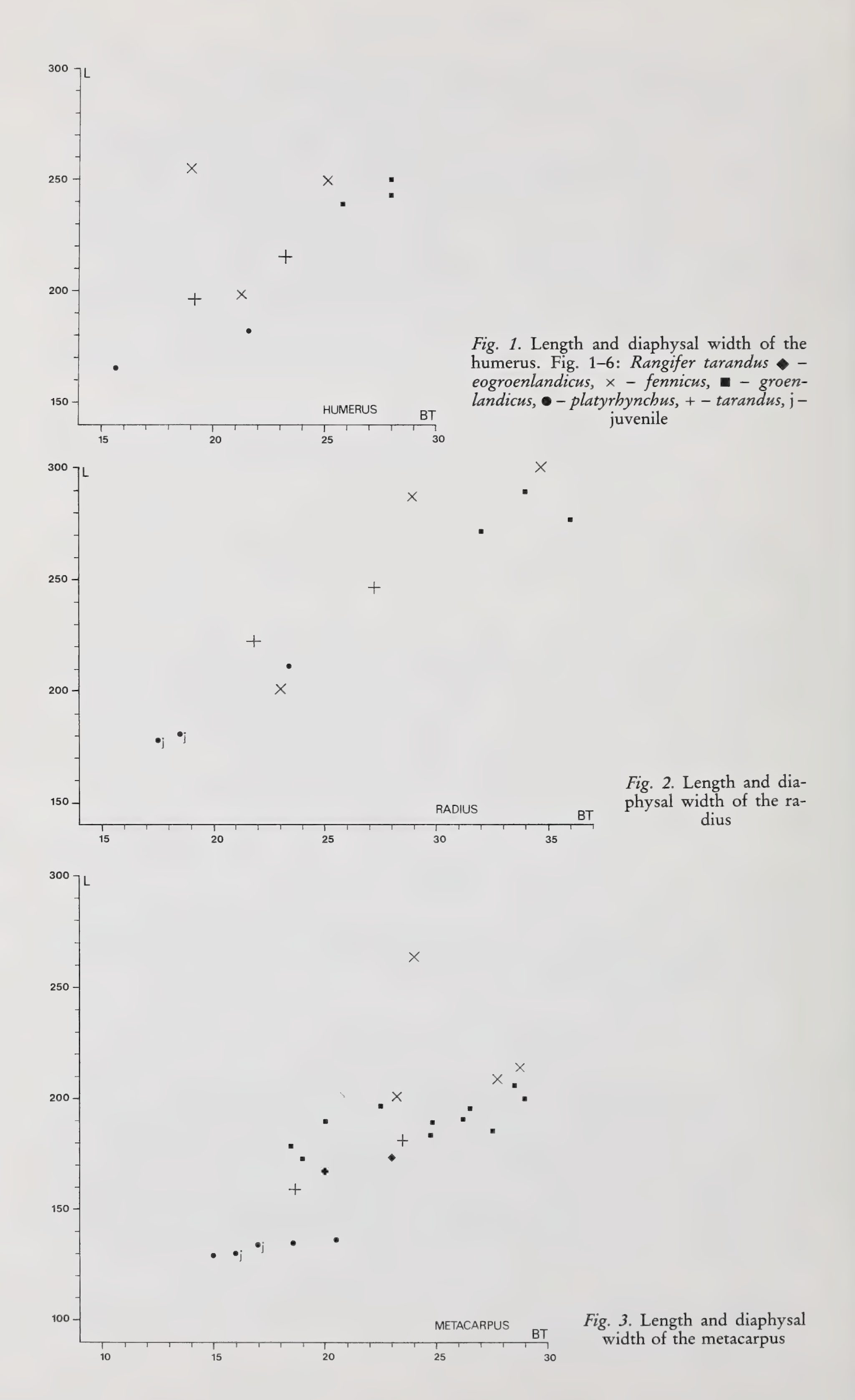


Fig. 1. Length and diaphysal width of the humerus. Fig. 1–6: *Rangifer tarandus* ◆ – *eogroenlandicus,* × – *fennicus,* ■ – *groenlandicus,* ● – *platyrhynchus,* + – *tarandus,* j – juvenile

Fig. 2. Length and diaphysal width of the radius

Fig. 3. Length and diaphysal width of the metacarpus

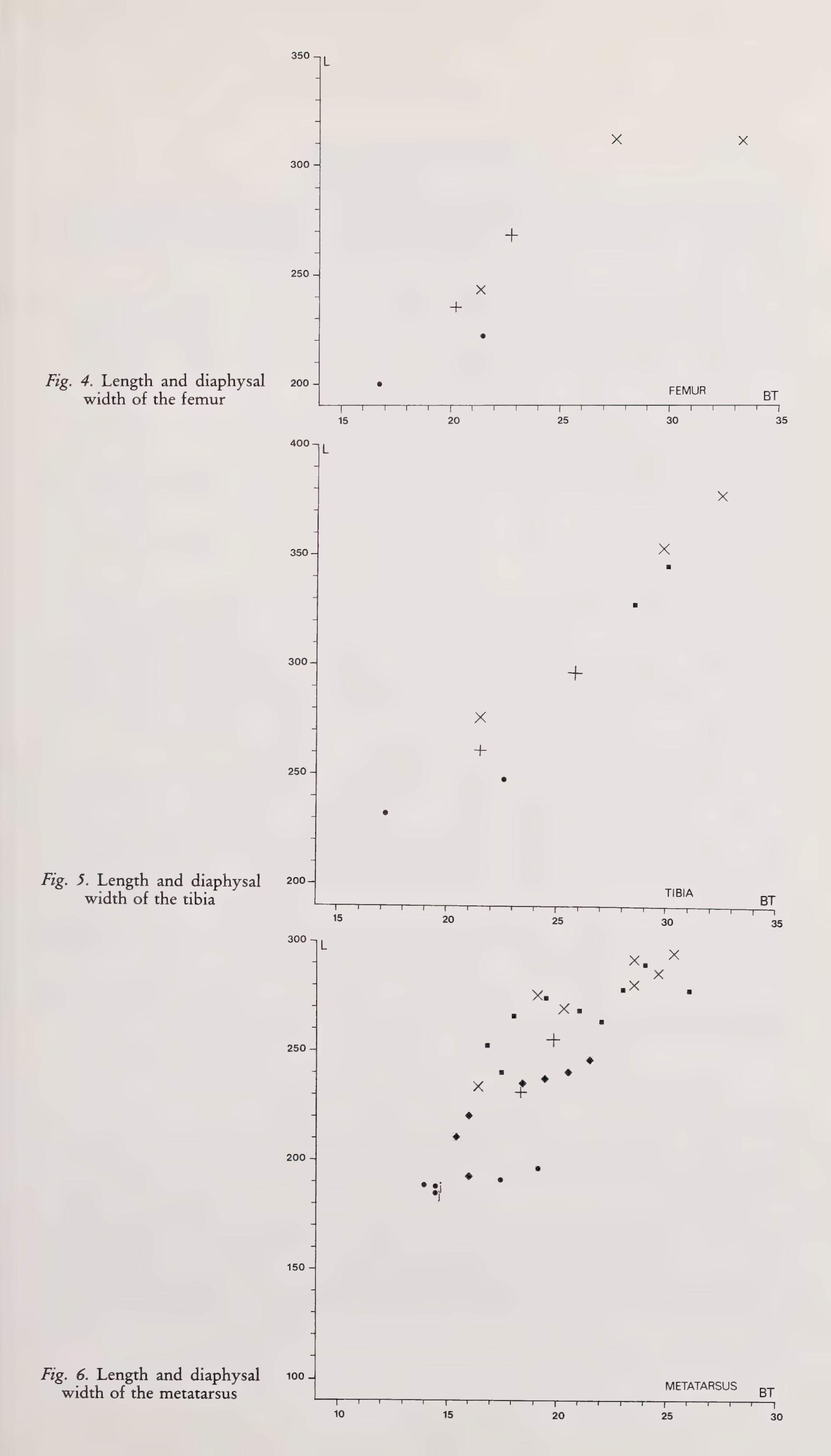


Fig. 4. Length and diaphysal width of the femur

Fig. 5. Length and diaphysal width of the tibia

Fig. 6. Length and diaphysal width of the metatarsus

Material and methods

All reindeer specimens of which I present measurements in this paper are in the collection of the Naturhistoriska Riksmuseet in Stockholm. The approximate ages of the juvenile specimens, given in the catalogue of the museum, were checked by the eruption pattern of the teeth (Bromee-Skuncke 1952). Bones, in which the epiphyses and the diaphysis are fused, are considered to have reached their adult length.

The following measurements were taken:

L: humerus: length from head to medial epicondyle
femur: length from head to lateral epicondyle
other bones: total length

BT: Smallest transversal width of the diaphysis

All measurements are given in millimeters.

The following subspecies have been used for comparison:

R. t. tarandus (L., 1758) from Scandinavia.
R. t. fennicus Lonnberg, 1909 from Scandinavia.
R. t. eogroenlandicus Degerbøl, 1957 from East Greenland.
R. t. groenlandicus (Borowski, 1780) from West Greenland.

Measurements of the latter two subspecies are taken from Degerbøl (1957). I followed the taxonomy of Banfield (1961).

Results

The measurements of the limb bones of the front leg are given in table 1, those of the hind leg in table 2. From the tables and from the igures, it is clear, that all bones are smaller in *R. t. platyrhynchus* than in the other subspecies. In table 3, the length of the humerus, radius and metacarpus and of the femur, tibia and metatarsus are given as a percentage of the total length of humerus, radius and metacarpus, respectively of femur, tibia and metatarsus. It is clear that the metacarpus is relatively shorter in the Svalbard reindeer than in the other subspecies. The metatarsus is relatively somewhat shorter than in the *R. t. tarandus* specimens, but with *R. t. fennicus* there is no difference.

In table 4 some indexes are given, which are calculated by dividing the lengths of the two bones. The metacarpus/humerus and the metacarpus/radius indexes are considerably lower in *R. t. platyrhynchus* than in the other subspecies. This again shows, that the metacarpus is relatively short in this subspecies. The metatarsus is shorter in the Svalbard reindeer in relation to the tibia if compared with *tarandus*, but not if compared with *fennicus*.

The indexes in table 5 show, that in the *fennicus* specimens the radius is shorter in relation to the tibia than in the other subspecies. In *platyrhynchus* the metacarpus is shorter in relation to the metatarsus.

Summarizing the results, we can say that in *platyrhynchus* all limb bones are shorter than in the other subspecies used for comparison. The metacarpal bone is relatively more shortened than other bones.

Discussion

The size of *R. t. platyrhynchus*

The Svalbard reindeer is smaller than the other reindeer subspecies. This is clear from measurements given in Wollebaek (1926), Banfield (1961), Krog et al. (1976) and Lønø (1959, 1968).

Krog et al. (1976) compared Svalbard reindeer with domestic reindeer from Hinnøya, Norway. They found, that the Svalbard reindeer is smaller. They state that "... the dimensions of the Spitsbergen deer are significantly smaller than those of the continental deer they are compared with; an exception to this, however, is the somewhat longer back and larger circumference of the chest. The latter may be due to the thicker pelt and a larger

Table 1

Measurements of the front leg

		Humerus		Radius		Metacarpus		1st phal.		2nd phal.	
		L	BT	L	BT	L	BT	L	BT	L	BT
						platyrhynchus					
NRS 4690	♂ juv.	–	–	181	18.5	133.7	17.0	40.0	12.8	30.2	11.5
NRS 4689	♂ juv.	–	–	178	17.5	130.2	16.0	39.6	12.6	29.4	11.2
NRS 8326	♂ ad.	182	21.6	211	23.4	136	20.5	39.0	14.2	31	13.0
NRS 8318	ad.	165	15.6	–	–	129.8	15.0	–	–	–	–
NRS 4700	♀ ad.	–	–	–	–	134.7	18.6	38.9	11.5	29.5	11.7
						tarandus					
NRS M340	♂ ad.	215	23.3	246	27.2	181	23.5	51.1	15.4	–	–
NRS 2846	♀ ad.	196	19.2	222	21.8	169	18.7	46	14.3	33	12.6
						fennicus					
NRS 4684	ad.	249	25.2	287	28.9	209	27.7	181	23.5	51.1	15.4
NRS 4685	♂ ad.	255	19.1	300	34.7	264	24.0	–	–	–	–
NRS 4679	ad.	198	21.3	201	23.0	–	–	–	–	–	–
NRS 5–II	♂ ad.	–	–	–	–	201	23.2	56.2	15.7	42.2	14.8
NRS 1–VI	♂ ad.	–	–	–	–	214	28.7	59.1	16.8	44.3	16.1
						eogroenlandicus					
ZMC 647	♂	–	–	–	–	174	23	–	–	–	–
ZMC 592		–	–	–	–	168	20.0	–	–	–	–
NRS 1919	♂	210	–	239	–	171	–	–	–	–	–
NRS 1389	♀	190	–	220	–	158	–	–	–	–	–
ZMC 982		–	–	226	–	–	–	–	–	–	–
ZMC Dødemans-bugd.		–	–	247	–	–	–	–	–	–	–
						groenlandicus					
ZMC 886	♂	250	28	289	34	206	28.5	–	–	–	–
ZMC 1048	♂	243	28	276	36	200	29	–	–	–	–
ZMC 2736	♂	–	–	–	–	197	22.5	–	–	–	–
ZMC 2726	♂	–	–	–	–	196	26.5	–	–	–	–
ZMC 2727	♂	–	–	–	–	190	24.8	–	–	–	–
ZMC 1611	♂	239	25.8	271	32	186	27.5	–	–	–	–
ZMC 2737	♂	–	–	–	–	184	24.7	–	–	–	–
ZMC 2720	♀	–	–	–	–	190	20	–	–	–	–
ZMC 709	♀	–	–	255	–	190	–	–	–	–	–
ZMC 2719	♀	–	–	–	–	179	18.6	–	–	–	–
ZMC 2718	♀	–	–	–	–	173	19.0	–	–	–	–
ZMC Kagsiarsuk Igaliko		–	–	–	–	191	26.2	–	–	–	–

NRS = Naturhistoriska Riksmuseet Stockholm; ZMC = Zoologisk Museum Copenhagen; *platyrhynchus* specimens NRS 4690 and 4689 are juveniles, ca. 15 months old. Data on *eogroenlandicus* and *groenlandicus* from Degerbøl (1957).

material may show that the body length is in accordance with the rest of differences observed" (p. 409). They give a mean body length of 164.5 cm (n = 10, SD = 4.2) for males and 154.2 cm (n = 18, SD = 6.9) for females. Lønø (1959, 1968) gives body lengths of several animals with adult males ranging from 135 to 155 cm and females from 125 to 140 cm. So these are indeed smaller than the animals measured by Krog et al. (1976). It must, however, be noted that the animals of Lønø are from Nordaustlandet and Edgeøya, while those of Krog et al. (1976) are from West Spitsbergen. Lønø (1959) mentions, that several people say, that the reindeer from Nordaustlandet are smaller than those from other places, but that this is improbable considering the data he presents. Oosterveld (1973)

Table 2

Measurements of the hind leg

(See remarks with table 1)

		Femur		Tibia		Metatarsus		1st phal.		2nd phal.	
		L	BT	L	BT	L	BT	L	BT	L	BT
						platyrhynchus					
NRS 4690	juv.	–	–	–	–	188	14.5	42.0	12.1	32.2	10.5
NRS 4689	juv.	–	–	–	–	185	14.5	41.8	12.4	31.1	10.3
NRS 8326	ad.	222	21.5	248	22.6	196	19.2	41	12.4	31	12.3
NRS 8318	ad.	200	16.8	232	17.2	189	14.0	–	–	–	–
NRS 4700	ad.	–	–	–	–	191	17.5	42.3	12.6	30.6	10.7
						tarandus					
NRS M340	ad.	268	22.8	297	25.8	255	19.9	54.6	14.3	–	–
NRS 2846	ad.	235	20.3	261	21.5	231	18.4	50	14.0	37	12.1
						fennicus					
NRS 4684	ad.	312	27.6	354	29.8	285	24.6	64.4	17.0	44.5	15.5
NRS 4685	ad.	311	33.4	378	32.4	291	23.5	–	–	–	–
NRS 4679	ad.	243	21.4	276	21.5	233	16.5	–	–	–	–
NRS 5-II	ad.	–	–	–	–	269	20.3	59.9	16.5	44.8	14.0
NRS 1-VI	ad.	–	–	–	–	294	25.3	–	–	–	–
NRS 4-I	ad.	–	–	–	–	280	23.5	–	–	–	–
NRS 8-V	ad.	–	–	–	–	275	19.1	–	–	–	–
						eogroenlandicus					
ZMC 647		–	–	–	–	246	21.5	–	–	–	–
ZMC 592		–	–	–	–	235	18.4	–	–	–	–
NRS 1919		–	–	285	–	237	19.4	–	–	–	–
NRS 1839		–	–	265	–	220	16	–	–	–	–
ZMC 982		–	–	–	–	240	20.5	–	–	–	–
ZMC Kap Dan Angmagssalik		–	–	–	–	192	16	–	–	–	–
ZMC Messervig		–	–	298	–	–	–	–	–	–	–
						groenlandicus					
ZMC 886		–	–	346	30	288	24	–	–	–	–
ZMC 1048		–	–	334	–	277	26	–	–	–	–
ZMC 2736		–	–	–	–	274	19.5	–	–	–	–
ZMC 2726		–	–	–	–	278	23	–	–	–	–
ZMC 2727		–	–	–	–	268	21	–	–	–	–
ZMC 1611		–	–	328	28.5	–	–	–	–	–	–
ZMC 2737		–	–	–	–	263	22	–	–	–	–
ZMC 2720		–	–	–	–	266	18	–	–	–	–
ZMC 709		–	–	312	–	265	18	–	–	–	–
ZMC 2719		–	–	–	–	252	16.8	–	–	–	–
ZMC 2718		–	–	–	–	240	17.5	–	–	–	–

states that "The reindeer-population of West Spitsbergen makes generally a somewhat more robust impression than the population of Edgeøya" (p. 18). The data available now, are too few to decide on whether such local differences exist, but they do not disprove a difference between the West Spitsbergen population and the Edgeøya and Nordaustlandet populations.

The legs of the Svalbard reindeer are relatively short. This fact has been noticed by many investigators, but measurements are scarce. ANDERSÉN (1862) compared the bones of the Svalbard reindeer with the Greenland, Lapland and fossil Skåne reindeer. He states, that humerus, radius and metacarpus are shortest in the Lapland reindeer. The tibia is shortest in the Svalbard reindeer and longest in the Greenland reindeer, while the metatarsus is

Table 3

Length of limb bones as a percentage of the total length of the three long bones of front resp. hind leg

(For abbreviations see table 1)

	Humerus	Radius	Metacarp	Femur	Tibia	Metatars
			platyrhynchus			
NRS 8326	34.40	39.89	25.71	33.33	37.24	29.43
NRS 8318	–	–	–	32.15	37.37	30.48
			tarandus			
NRS M340	33.49	38.32	28.19	32.68	36.22	31.10
NRS 2846	33.39	37.82	28.79	32.32	35.90	31.77
			fennicus			
NRS 4684	33.42	38.52	28.05	32.81	37.22	29.97
NRS 4685	31.14	36.63	32.23	31.73	38.57	29.69
			eogroenlandicus			
NRS 1919	33.87	38.55	27.85	–	–	–
NRS 1839	33.45	38.37	27.82	–	–	–
			groenlandicus			
ZMC 886	33.56	38.79	27.65	–	–	–
ZMC 1048	32.88	37.35	27.06	–	–	–
ZMC 1611	34.34	38.94	26.72	–	–	–

Table 4

Indexes of limb bones, calculated by dividing their total lengths (L)

	ra/hu	mc/hu	mc/ra	ph1 an / hu	ph2 an / hu	ti/fe	mt/fe	mt/ti	ph1 po / fe	ph2 po / fe
					platyrhynchus					
NRS 8326	1.16	0.75	0.64	0.22	0.16	1.12	0.88	0.79	0.18	0.14
NRS 8318	–	0.79	–	–	–	1.16	0.95	0.82	–	–
					tarandus					
NRS M340	1.14	0.84	0.74	0.24	–	1.11	0.95	0.86	0.20	–
NRS 2846	1.13	0.86	0.76	0.23	0.17	1.11	0.98	0.89	0.21	0.16
					fennicus					
NRS 4684	1.15	0.84	0.73	0.24	0.17	1.13	0.91	0.81	0.21	0.14
NRS 4685	1.18	1.04	0.88	–	–	1.22	0.94	0.77	–	–
NRS 4679	1.02	–	–	–	–	1.14	0.96	0.84	–	–
					eogroenlandicus					
NRS 1919	–	–	0.72	–	–	–	–	0.83	–	–
NRS 1839	–	–	0.72	–	–	–	–	0.83	–	–
					groenlandicus					
ZMC 886	1.16	0.82	0.71	–	–	–	–	0.83	–	–
ZMC 1048	1.14	0.82	0.71	–	–	–	–	0.83	–	–
ZMC 1611	1.13	0.78	0.69	–	–	–	–	–	–	–
ZMC 709	–	–	0.75	–	–	–	–	0.85	–	–

hu = humerus; ra = radius; mc = metacarpus; fe = femur; ti = tibia; mt = metatarsus; ph = phalange

longest in the Svalbard reindeer according to ANDERSÉN (1862). KROG et al. (1976) show, that, that the "metatarsal length" as a percentage of the total length is significantly shorter than in the domestic animals they studied. (They did not measure the metatarsal bone but took the measurement on the intact body, from the heel to the base of the toe.)

From the results presented in this paper, it is clear, that all limb bones are considerably shorter than in other subspecies. Considering the relative proportions of the limb bones, it appears, that the metacarpus is relatively more shortened than the other limb bones. The metatarsus, on the contrary, is relatively not shorter than in *fennicus*. It is, however, shorter in absolute terms.

The Svalbard reindeer forms an interesting parallel with other insular ruminants, hippopotamuses and elephants. A large number of fossil island forms is known, which show dwarfism and shortening of the limb bones, especially of the metapodia and the phalanges. They are known from the Pleistocene of many Mediterranean islands, but also from the Japanese archipelago, the Philippines and the Indonesian archipelago (SONDAAR 1977; DERMITZAKIS and SONDAAR 1979). Examples are *Myotragus balearicus* Bate, 1909, a bovid from the Baleares, *Phanourios minor* (Desmarest, 1822), a dwarf hippopotamus from Cyprus, *Candiacervus cretensis* (Simonelli, 1907), a small deer from Crete (see KUSS 1965, 1973, 1975; DE VOS 1979) and *C. cerigensis* Kuss, 1975 from Karpathos and Kasos (KUSS 1967, 1969, 1973, 1975).

Table 5

Indexes of limb bones, calculated by dividing their total lengths (L)

	humerus / femur	radius / tibia	metacarp / metatars
		platyrhynchus	
NRS 8326	0.82	0.85	0.69
NRS 8318	0.83	–	0.69
NRS 4700	–	–	0.70
		tarandus	
NRS M340	0.80	0.83	0.71
NRS 2846	0.83	0.85	0.73
		fennicus	
NRS 4684	0.80	0.81	0.73
NRS 4685	0.82	0.79	0.90
NRS 4679	0.81	0.73	–
NRS 5-II	–	–	0.75
NRS 1-VI	–	–	0.71
		eogroenlandicus	
ZMC 647	–	–	0.71
ZMC 592	–	–	0.72
NRS 1919	–	0.84	0.72
NRS 1839	–	0.83	0.72
		groenlandicus	
ZMC 886	–	0.84	0.72
ZMC 1048	–	0.83	0.72
ZMC 2736	–	–	0.72
ZMC 2726	–	–	0.61
ZMC 2727	–	–	0.71
ZMC 1611	–	0.83	–
ZMC 2737	–	–	0.70
ZMC 2720	–	–	0.71
ZMC 709	–	–	0.72
ZMC 2719	–	–	0.71
ZMC 2718	–	–	0.80

De Vos (1979) made a study of the limb bones of the pleistocene deer from Crete. He found a great variation in size and probably more than one species must be distinguished. In the smaller forms he found that the metacarpus was relatively more shortened than the metatarsus and the other bones, just as is the case in the Svalbard reindeer. My own (unpublished) measurements on the Karpathos deer show, that this is also the case in this animal.

Evolution of the Svalbard reindeer

To understand the selectional pressures which caused shortening of the legs and size deminishing, it is necessary to study the functional concequences of these changes. Sondaar (1977) pointed out, that shortening of the leg reduces locomotion speed. Mainland ruminants need a high speed to escape from predators. The faunas, to which the dwarfish and short legged forms belong, are so-called unbalanced faunas (Sondaar 1977; Dermitzakis and Sondaar 1979). These faunas lack large carnivores. From the Pleistocene of Crete, for example, no other carnivore than an endemic otter, *Isolalutra cretensis* Symeonides and Sondaar, 1975 is known (Symeonides and Sondaar 1975; Willemsen 1980).

For the island ruminants from those unbalanced faunas there was no need to be able to move at high speed, since there were no predators to escape from. The same is true for the Svalbard reindeer (Lønø 1959; Norderhaug 1970). The only large carnivore is the ice bear, but they do not feed on reindeer.

On the other hand, short distal parts of the legs might be advantageous in fouraging in the mountainous environment of islands (Sondaar 1977). It is known, that the Svalbard reindeer often climbs while it is fouraging, at least in some areas (Hjeljord 1975).

We might now try to reconstruct the evolution of the Svalbard reindeer. Where it comes from is not known, but the first reindeer in the Svalbard archipelago probably came from Novaya Semlya (Lønø 1959; Wollebaek 1926). The reindeer on Novaya Semlya are not extremely small (though, according to Heptner et al. [1961] they are of a small type) and do not have short legs. Heptner et al. (1961) consider these reindeer to form a seperate subspecies, *R. t. pearsoni* Lydekker, 1922. Banfield (1961) shows, that there are no reasons to place it in a seperate subspecies. He includes it in the subspecies *R. t. tarandus*.

No predators being present on Svalbard, the population could increase repidly. Overpopulation could have caused food shortage, high mortality an even population crashes from time to time. It is known, that there is a high mortality among Svalbard reindeer nowadays (De Bie 1977; De Bie and Van Wieren 1980). Under conditions of food shortage selection would favour small sized animals, which need less nutrition. So they have a better chance to survive and are able to produce more offspring than larger conspecifics. The harsh climate may have reinforced this effect. Severe winters cause mass starvation, as happened in 1962–63 (Lønø 1968; Heintz 1964). In the endemic Cretan deer mass starvation also occured, as is indicated by certain fossils (Sondaar 1977).

At the same time, selection may have favoured shortening of the legs as an adaptation to locomotion in mountainous areas. Obviously, this is an advantage in heavy competition for limited resources.

Krog et al. (1976) state, that reindeer and caribou get smaller and their legs get shorter further to the north. I do not think that the high latitude, i.e. the arctic climate, is the main cause for the size and the short legs of the Svalbard reindeer. These changes represent a pattern, seen in ruminants on both arctic and subtropical and tropical islands. The harsh climate may, however, as pointed out above, have reinforced the effect.

Some other reindeer show the same characteristics, but not as clearly as *platyrhynchus*. *R. t. eogroenlandicus*, the East Greenland reindeer, extint since the turn of the century, was also a small form with rather small metapodia. This animal lived on an "ecological island", effectively isolated by the ice from other parts of Greenland where reindeer occur. No

predators were present, the polar wolf is not found in this part of Greenland (Degerbøl 1957). On West Greenland, where the polar wolf is present, lives another reindeer, *R. t. groenlandicus,* which is normally sized.

On Queen Charlotte Island, for the western coast of Canada, lived a caribou, *R. t. dawsoni* Seton, which became extinct probably shortly after 1935. It was small sized (Banfield 1963) but no data are available on bone measurements. Unfortunately, not much material remains of this animal. The only large carnivore on Queen Charlotte Island is the black bear, which is probably not very important as a predator on reindeer.

Acknowledgements

I wish to express my thanks to Dr. C. Ederstam, Dr. B. O. Stolt and Dr. G. Frisk of the Museum of Natural History in Stockholm for allowing me to study the reindeer material in the collection of the museum and for guiding me in the collection; to Dr. P. Oosterveld of the Netherlands Foundation for Arctic Scientific Research and Drs. J. de Vos of the Museum of Natural History in Leiden for fruitfull discussions and the loan of literature, to Mr. J. Luteyn of the Institute for Earth Sciences in Utrecht for his assistance in preparing the figures, to Dr. P. Y. Sondaar of the Institute for Earth Sciences in Utrecht for guiding and stimulating me during the entire study, and to many other persons who discussed many problems with me. Dr. P. Y. Sondaar and Drs. J. de Vos critically read the manuscript.

Zusammenfassung

Einige osteologische Maße und Bemerkungen über die Evolution des Svalbard-Rens (Rangifer tarandus platyrhynchus)

Einige Maße des Gliedmaßenskeletts vom Svalbard-Ren *(Rangifer tarandus platyrhynchus)* werden mitgeteilt und mit entsprechenden Daten von anderen Unterarten des Rens verglichen. Das Svalbard-Ren erweist sich als eine ziemlich kleine und relativ kurzbeinige Form. Mit diesen Merkmalen bildet es eine interessante Parallele zu vielen pleistozänen Inselformen aus der Gruppe der Ruminantia. Einige Bemerkungen über die mögliche Evolution des Svalbard-Rens werden gemacht. Wichtige Ursachen der Veränderungen scheinen Abwesenheit von Feinden und eingeschränktes Nahrungsangebot zu sein.

Literature

Andersen, C. H. (1862): Om Spetsbergsrenen, *Cervus tarandus* forma *spetsbergensis.* Öfvers. af K. Vet.-Akad. Forh. **8**, 457–461.

Banfield, A. W. F. (1961): A revision of the reindeer and caribou, genus *Rangifer.* Natl. Mus. of Can. Bull. **177**, 1–137.

Banfield, A. W. F. (1963): The disappearance of the Queen Charlotte Island Caribou. Natl. Mus. of Can. Bull. **185**, 40–49.

Bie, S. de (1977): Survivorship in the Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus* Vrolik) on Edgeøya, Svalbard. Norsk Polarinst. Årbok **1976**; 249–270.

Bie, S. de; Wieren, S. E. van (1980): Mortality patterns in wild reindeer on Edgeøya (Svalbard). In: E. Reimers, E. Gaare and S. Skjenneberg, 1980: Proc. 2nd Int. Reindeer/Caribou Symp., Rørøs, Norway, 1979 p. 605–610.

Bromée-Skuncke, F. (1952): Über Zahnentwicklung und Zahnabnutzung beim Rentier verglichen mit denen bei einigen anderen Cerviden. Arkiv för Zoologi **4**, 1–43.

Degerbøl, M. (1957): The extinct reindeer of East Greenland. Acta Arctica **10**, 1–66.

Dermitzakis, M. D.; Sondaar, P. Y. (1979): The importance of fossil mammals in reconstructing paleogeography with special reference to the pleistocene Aegean archipelago. Ann. Géol. des Pays Hellén. **29**, 808–840.

Heintz, A. (1964): Om rein og isbjørn på Svalbard. Norsk Polarinst. Medd. **92**, 1–20.

Heptner, V. G.; Nasimovič, A. A.; Bannikov, A. G. (1961): Die Säugetiere der Sowjetunion. **1**: Paarhufer und Unpaarhufer. Jena: G. Fischer (German transl. 1966).

Hjeljord, O. (1975): Studies of the Svalbard reindeer. Norsk Polarinst. Årbok **1973**, 113–123.

Krog, J.; Wika, M.; Lund-Larsen, T.; Nordfjell, J.; Myrnes, I. (1976): Spitsbergens reindeer, *Rangifer tarandus platyrhynchus* Vrolik. Morphology, fat storage and organ weights in the late winter season. Norw. J. Zool. **24**, 407–417.

Kuss, S. E. (1965): Eine pleistozäne Säugetierfauna der Insel Kreta. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. **55**, 271–348.

— (1976): Pleistozäne Säugetierfunde auf den ostmediterranen Inseln Kythera und Karpathos. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. **57**, 207–216.

— (1969): Die erste pleistozäne Säugetierfauna der Insel Kasos (Griechenland). Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. **57**, 169–177.

— (1973): Die pleistozänen Säugetierfaunen der ostmediterranen Inseln (Ihr Alter und ihre Herkunft). Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. **63**, 49–71.
— (1975): Die pleistozänen Hirsche der ostmediterranen Inseln Kreta, Kasos, Karpathos und Rhodos (Griechenland). Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. **65**, 25–79.
Lønø, O. (1959): Reinen på Svalbard. Norsk Polarinst. Medd. **83**; also published in Fauna **2**, 40–70.
— (1968): Nye opplysninger om reinen på Svalbard. Fauna **21**, 32–36.
Norderhaug, M. (1971): Investigation of the Svalbard reindeer *(Rangifer tarandus platyrhynchus)* in Barentsøya and Edgeøya, summer 1969. Norsk Polarinst. Årbok **1969**, 70–79.
Oosterveld, P. (1973): A preliminary report of the fieldwork on the Svalbard reindeer *(Rangifer tarandus platyrhynchus)* by the Netherlands Spitzbergen Expedition, 1968–1969. Found. Neth. Spitzb. Exped., 20 pages.
Sondaar, P. Y. (1977): Insularity and its effect on mammal evolution. In: Hecht, Goody and Hecht (eds.): Major patterns in vertebrate evolution. New York: Plenum Publ. Corp. p. 671–707.
Symeonides, N.; Sondaar, P. Y. (1975): A new otter from the Pleistocene of Crete. Ann. Geol. des Pays Hellén. **27**, 11–24.
Vos, J. de (1979): The endemic pleistocene deer of Crete. Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. B, **82**, 59–90.
Vrolik, W. (1829): Over eene vermoedelijk tweede soort van Rendier. Nieuwe Verhand. van 'tKroninke Nederl. Instit. Eerste Klasse **2**, 153–160.
Willemsen, G. F. (1980): Comparative study of the functional morphology of some Lutrinae, especially *Lutra lutra, Lutrogale perspicillata* and the pleistocene *Isolalutra cretensis.* Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. B, **83**, 289–326.
Wollebaek, A. (1926): The Spitzbergen reindeer *(Rangifer tarandus spetsbergensis).* Resultater av de Norske statsunderstøttede Spitsbergenekspeditioner B **1** (4), 1–71.

Author's address: Drs. G. F. Willemsen, Engelenburgstr. 72, NL-6825 KR Arnhem, The Netherlands

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

Circadian oscillations of locomotor acitivity in *Crocidura suaveolens* (Soricidae, Insectivora, Mammalia)

By Renate Siegmund and L. Sigmund

Department of Animal Behaviour Sciences, Humboldt University, Berlin, GDR, and Department of Systematic Zoology, Charles University, Praha, Czechoslovakia[1]

Receipt of Ms. 27. 12. 1982

Although the daily activity pattern in Insectivors has already received much attention (e.g. Vogel et al. 1981 and other references there), the existence of free-running rhythms has not yet been proved.

We observed and recorded the behaviour of 18 individuals of *C. suaveolens* captured in the Prague Zoological Garden and reared in the Department of Systematic Zoology in Prague from April to August 1982. The animals were kept in glass terraria sized 50 × 30 × 30 cm with a hiding place (box o 10 × 10 × 10 cm), at first at an artificial light-dark cycle (LD cycle 12 : 12 – white light, L: 0700–1900) and at natural light. Later they were exposed only to the artificial LD cycle of 12 : 12 (80 : 0 lux). Long-term variations of

[1] In honour to the 70th birthday of Professor Dr. J. Aschoff.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4803-0185 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 185–187

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

temperature in the room ranged from 20 to 26 °C, relative humidity reached 60 %–70 %. Daily variations were not recorded. The animals were daily fed, at 10 a.m. (central European time), a mixture of minced pork liver, heart, spleen and kidneys ad libidum, and mealworms. Drinking water was enriched with B-complex vitamins per inj. once a week. The locomotor activity was observed by means of an infrared light beam (Siegmund and Kapischke 1982), registered by contours, continually recorded at one-hour intervals, and plotted by computer.

All animals observed (n = 18) were distinctly nocturnal under those conditions (Figs. 1, 2 – LD). Although there are individual variations in the results all can by reliably reproduced (Siegmund and Sigmund, in prep.). Free-running rhythms were proved by rearing non-operated animals under constant conditions, and by bilateral eye enucleation. Details of the rearing conditions are shown in illustrations.

In constant total darkness (DD) the non-operated animals developed a free-running rhythm with the period growing shorter (Fig. 1 – DD). The circadian period (τ) could not

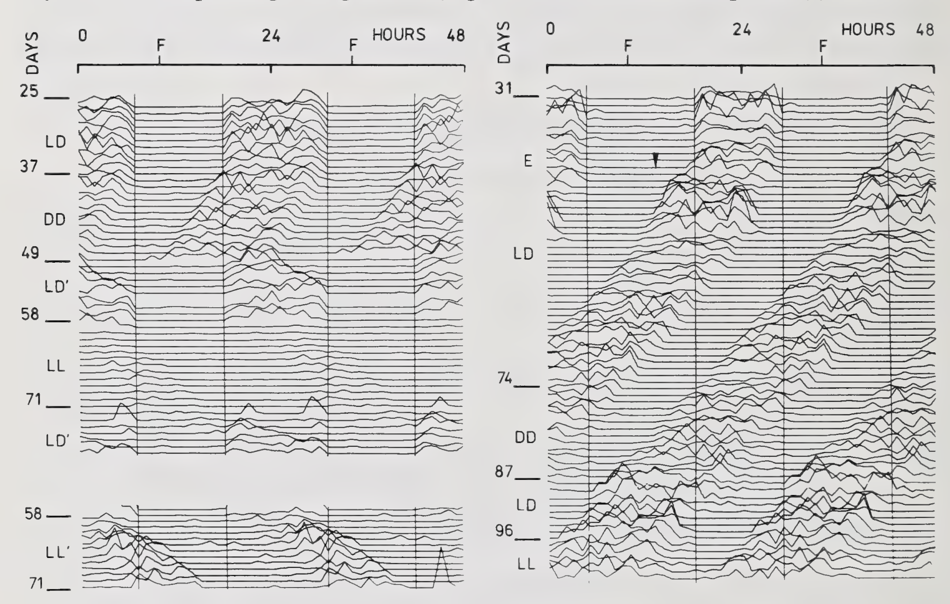


Fig. 1 (left). Locomotor activity in *Crocidura suaveolens* (No. 10 – ♂ ad, body weight = 6.7 g) in LD cycle 12 : 12 (L : 0700–1900; 80 : 0 lux) and free-running rhythm with a circadian period (τ) under constant conditions (DD, LL, F = food). The 24-hour record has been double plotted to permit visualisation of continuous 48-h spans. Recording period: May–August. τ_{DD} = 22 h 22 min. τ_{LL} = 25 h 51 min. *Fig. 2 (right).* Activity phase shifts in bilaterally blinded *Crocidura suaveolens* (No. 5 – ♀ ad, body weight = 7.0 g). The time of enucleation of eyes is indicated by ▼.

be accurately determined only in one pregnant female. When DD conditions were over the female had three young aged about 9 days.

At constant illumination (LL, 80 lux) the period was growing longer, so that circadian periods of all observed animals (n = 7) differed from the periods in DD, with individual distinctions. These results are in accordance with the circadian rule formulated by Aschoff (1960). The amount of locomotor activity diminished at constant illumination (Fig. 1 – LL). The values of locomotor activity at LL are once more graphically represented in a more suitable scale (Fig. 1 – LL) to show the full difference in free-running under the LL and DD conditions.

The bilateral eye enucleation (n = 7) always affected the experimental animals in the

same way as constant darkness affected the healthy ones, disregarding light conditions (Fig. 2). These results indicate that in *C. suaveolens* the locomotor activity is synchronized with the light-dark cycle most probably through the eyes. The conclusions should by verified in other Soricids by further experimental morphological studies (SIGMUND and SIEGMUND, in prep.).

The free-running rhythm recorded in non-operated animals under constant conditions could by switched to a 24-hour rhythm shortly after an introduction of the "Zeitgeber" cycle (Fig. 1 – LD'). For a short time there was a conspicuous oscillation in the locomotor activity, connected with re-entrainment of the experimental animals. Control animals always remained synchronized with the LD cycle; daily feeding did not act as a "Zeitgeber" at all.

Acknowledgements

We thank Dr. F. SEDLÁČEK and Miss M. CÍZOVÁ for their valuable help in the experiments.

Literature

ASCHOFF, J. (1960): Enogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol. **25**, 11–28.
SIEGMUND, R.; KAPISCHKE, H.-J. (1983): Investigations of the motor and locomotor activity of the common shrew (*Sorex araneus* L.) by different recording procedures. Zool. Anz. (in press).
VOGEL, P.; GENOUD, M.; FREY, H. (1981): Rhythme journalier d'activite chez quelques crocidurinae africains et europeens (Soricidae, Insectivora). Rev. Ecol. (Terre et Vie) **35**, 97–108.

Authors' addresses: Dr. RENATE SIEGMUND, Bereich Verhaltenswissenschaften, Sektion Biologie der Humbold-Universität zu Berlin, Invalidenstraße 43, 1040 Berlin, DDR, and Dr. LEO SIGMUND, Department of Systematic Zoology, Charles University, 128 44 Praha 2, ČSSR

Vocal communication in the megachiropteran bat *Rousettus aegyptiacus:* Development of isolation calls during postnatal ontogenesis

By H. HERBERT

Lehrbereich Zoophysiologie der Universität Tübingen

Receipt of Ms. 31. 1. 1983

Mutual acoustical communication between mother and infant during parental care is very important for the survival of the juvenile. Isolation calls (i-calls) uttered by the juvenile enable the mother to find the young separated from her. Descriptions of i-calls ("Stimmfühlungslaute" or "Verlassenheitslaute") in megachiropteran bats are given by GOULD (1979) for *Eonycteris spelaea*, KULZER (1958) for *Rousettus aegyptiacus*, NELSON (1964) for *Pteropus poliocephalus*, and NEUWEILER (1969) for *Pt. giganteus*. Subsequently it will be shown, how these calls change in the course of ontogenesis in *Rousettus aegyptiacus*.

A juvenile *R. aegyptiacus* was separated from its mother at different ages (see tab.) in order to elicite i-calls. Sounds were recorded while the young was either hand held or hanging on the wall of the cage.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4803-0187 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 187–189

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

During the first 30 days after birth the young uttered i-calls immediately after separation from its mother. It produced trains of 2–6 calls (maximally 23) at an intercall intervall of 0.2–0.7 seconds. The i-calls of the young caused searching behavior in the mother. She flew to the young and allowed it to crawl on her body after olfactory examination as it was already described by KULZER (1958). After day 60 the juvenile emitted only a few single calls (see tab.). Trains of calls were observed no longer. At day 81 the young did not utter i-calls any more. This suggests that with increasing age and independence of the young i-calls are needed no longer. They subsequently vanish from the sound repertoire of the young *R. aegyptiacus.* In *Pt. giganteus* the i-call changes to a different call type ("agonistic call") with a new function (NEUWEILER 1969). This could not be observed in *R. aegyptiacus.*

Table

Age and length of forearm of the juvenile and number of calls analysed

Age/ days	Length of forearm/mm	Number of calls
5	39	26
9	44	28
19	52	20
32	60	22
60	70	10
69	75	3
81	77	–

I-calls recorded from *R. aegyptiacus* were very similar to those of other flying foxes (GOULD 1979, NELSON 1964) in respect to their frequency-time-characteristics. They consisted of 1–7 frequency-modulated units with up to 3 harmonics (see fig.), each of which was composed of an upward sweep followed by a downward sweep. At the beginning and end of each call incomplete units with just an upward or downward sweep did occur. 93 % of the calls analysed consisted of 2–5 complete units, mostly 3–5 (64 %). Later (day 32–day 69) there also occurred i-calls with 6–7 units.

I-call duration was mainly between 110–180 ms depending predominantly on the number of units per call. Only at day 5 a few i-calls with a duration of up to 290 ms were

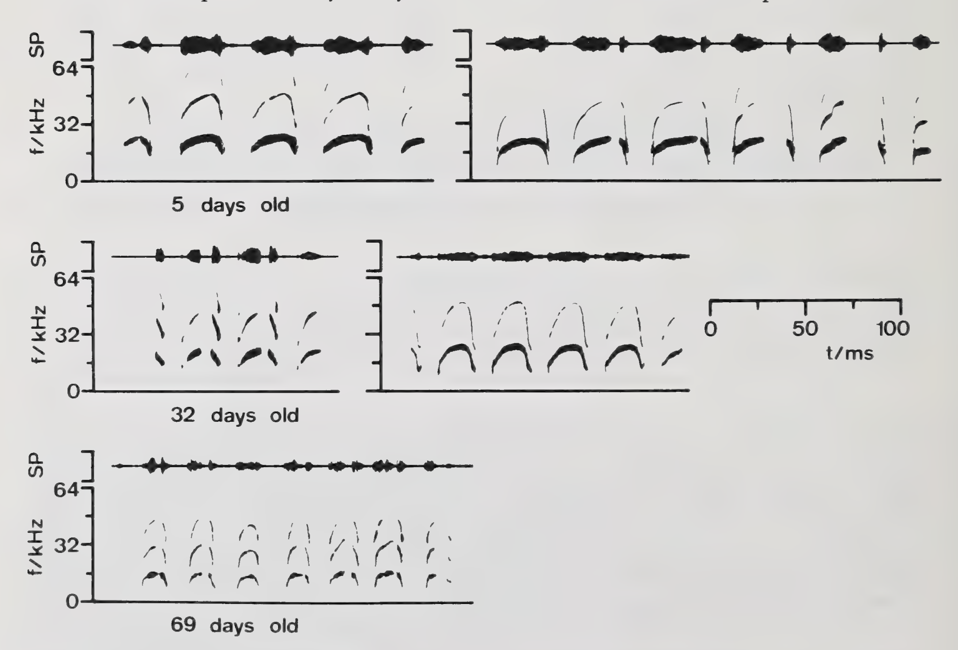


Fig. Oscillograms and spectrograms of i-calls of one juvenile *R. aegyptiacus* at different ages. I-calls consist of a varying number of units. (SP = sound pressure)

recorded. Duration of i-call units decreased with age starting from 20–36 ms at day 5 to 11–14 ms at day 69. This shortening of unit duration leads to an increase of the oscillation of the fundamental. A similar tendency was found by GOULD (1979) in *E. spelaea* and by NELSON (1964) in *Pt. poliocephalus.*

In *R. aegyptiacus* the maximum frequency of the first harmonic of i-calls decreased with age from 21–25 kHz at day 5 to 14–18 kHz at day 69 on the average. A pronounced decrease of frequency within the first three months was also found in *Pt. poliocephalus* (NELSON 1964). In *E. spelaea,* however, the frequencies of i-calls in older juveniles were only "somewhat lower" (GOULD 1979).

In *Pteropus* NELSON (1964) and NEUWEILER (1969) described additional call types of juveniles. The "contact call" is uttered at the moment when the young gets into tactile contact with its mother. The "location call" helps the searching mother to find the roosting place of the young. The calls produced by juvenile *R. aegyptiacus* in these behavioral contexts could not be discriminated from the i-calls which were emitted when the young was separated from the mother.

References

GOULD, E. (1979): Neonatal Vocalizations of Ten Species of Malaysian Bats (Megachiroptera and Microchiroptera). Amer. Zool. **19**, 481–491.

KULZER, E. (1958): Untersuchungen über die Biologie von Flughunden der Gattung *Rousettus.* Z. Morph. u. Ökol. Tiere **47**, 374–402.

NELSON, J. E. (1964): Vocal Communication in Australian Flying Foxes (Pteropodidae, Megachiroptera). Z. Tierpsychol. **21**, 857–870.

NEUWEILER, G. (1969): Verhaltensbeobachtungen an einer indischen Flughundkolonie (*Pteropus g. giganteus* Brünn). Z. Tierpsychol. **26**, 166–199.

Author's address: HORST HERBERT, Institut für Biologie III, Lehrbereich Zoophysiologie, Auf der Morgenstelle 28, D–7400 Tübingen

BEKANNTMACHUNG

Die Internationale Kommission für Zoologische Nomenklatur teilt mit:

The following Opinions have been published in the Bulletin of Zoological Nomenclature, vol. 40, part 1, on 29 March 1983:

Opinion No

1241 (p. 29) Caenolestidae Trouessart, 1898 and Palaeothentidae Sinclair, 1906 (Mammalia): conserved.

1243 (p. 35) *Erinaceus dauuricus* Sundevall, 1842 (Mammalia, Insectivora): conserved.

BUCHBESPRECHUNGEN

Barthelmess, K.: **Das Bild des Wals in fünf Jahrhunderten**. Ausstellungsführer. Köln: dme-Verlag Dietmar/Mölich 1982. 107 pp., 27 Taf. DM 16,–. ISBN 3-922977-04-9

Wale haben zu allen Zeiten den Menschen fasziniert. Von der Größe der Tiere beeindruckt, stellten die Menschen des Mittelalters die Wale als mordende Ungeheuer dar. Erst mit den Abbildungen gestrandeter Wale am Ende des 16. Jahrhunderts wurde das Bild des Wals realistisch. Staunen und Furcht vor der Größe der Tiere haben den Menschen jedoch nicht daran gehindert, Wale als Rohstoffquelle zu benützen; angefangen von der Auswertung gestrandeter Wale in der Steinzeit bis zur Verfolgung der Tiere au allen Meeren mit Hilfe modernster technischer Mittel in der Neuzeit. Die Geschichte der Beziehung Wal – Mensch ist gleichzeitig die Chronik des Walfangs.

Aus Anlaß des Beitritts der Bundesrepublik Deutschland zur Internationalen Walfangkommission veranstaltete die Universitäts- und Stadtbibliothek Köln im Herbst 1982 eine Ausstellung mit Bildern, Walfanggeräten und Walprodukten zum Thema „Das Bild des Wals". Die Ausstellungsbroschüre enthält neben genauen Angaben zu den ausgestellten Bildern und Objekten zusammenfassende Artikel zu den Themen: Der gestrandete Wahl; Die zoologische Waldarstellung; Walfanggeschichte; Wal und Mythos; Scrimshaw. Im Literaturverzeichnis sind wichtige Werke von den Fischbüchern des 16. Jahrhunderts bis zu den neuesten Berichten über archäologische Ausgrabungen an den frühen Walfangstationen auf Spitzbergen und in Neufundland aufgeführt. Die sachkundige, kleine Broschüre bietet sowohl dem Liebhaber bibliophiler Bücher als auch dem Wissenschaftler wertvolle Informationen.

C. Claude, Zürich

Hofmann, R. R.; Schnorr, B.: **Die funktionelle Morphologie des Wiederkäuer-Magens.** Stuttgart: Ferdinand Enke 1982. 176 S., 65 Abb., kart. DM 74,–. ISBN 3-432-88081-2

Die beiden bekannten Veterinär-Anatomen stellen gemeinsam die funktionelle Anatomie des Magens von Haus- und europäischen Wild-Wiederkäuern dar. Mit dieser ausführlichen und modernen Darstellung schließen sie eine in der deutschsprachigen Literatur klaffende Lücke.

R. R. Hofmann behandelt nach kurzen einführenden Bemerkungen das Oberflächenrelief und die Lichtmikroskopie des Pansens, des Netz-, Blätter- und Labmagens. Dabei diskutiert er die Beziehungen zwischen der Magenmorphologie und den von ihm in früheren Veröffentlichungen herausgestellten Ernährungstypen. Er illustriert seine Befunde mit technisch brillianten Abbildungen.

B. Schnorr stellt eigene Befunde seiner ausgedehnten elektronenmikroskopischen, zellkinetischen, cytologischen und histochemischen Untersuchungen übersichtlich vor. Er behandelt das Oberflächenepithel aller vier Magenabschnitte der Wiederkäuer und widmet den Drüsen des Labmagens ein eigenes Kapitel. Dabei werden immer wieder Bezüge zur Funktion aufgezeigt. Versuche mit Tracersubstanzen geben eine Vorstellung von den Transportwegen im Vormagenepithel. Der Einfluß der Nahrung auf Epitheldicke, -struktur und -farbe wird dargestellt. Der Morphologie der Propria mucosae, Muscularis mucosae und der Submucosa sind jeweils eigene detailreiche Kapitel gewidmet. Schnorr gibt in Wort und Bild ferner einen ausgezeichneten Überblick über die Versorgungssysteme des Wiederkäuer-Magens: Blutgefäße, das Lymphgefäßsystem und die nervöse Versorgung werden behandelt. Sehr instruktive Photographien illustrieren die Befunde. Im Abschnitt über die Blutgefäßversorgung werden eindrucksvolle „dreidimensionale" Rekonstruktions-Zeichnungen der Wand von Pansen, Netz- und Blättermagen geboten. Diese Illustrationen sind früheren Publikationen von Schnorr und seinen Mitarbeitern entnommen.

Beide Autoren diskutieren ihre Befunde unter Berücksichtigung der Resultate physiologischer Untersuchungen. Schnoor und Hofmann demonstrieren, daß die Ergebnisse ursprünglich voneinander unabhängiger anatomischer und physiologischer Fragestellungen auf dem Gebiete der funktionellen Morphologie des Wiederkäuer-Magens inzwischen zu einem eindrucksvollen Gesamtbild zusammengefaßt werden können. In diesem Sinne wäre dieses Buch auch für Studierende der Veterinärmedizin und Zoologie eine wertvolle Informationsquelle. Leider steht dem der außerordentlich hohe Preis entgegen!

P. Langer, Gießen

Bonner, J. T. (Ed.): **Evolution and Development.** Dahlem Workshop Reports Vol. 22. Berlin, Heidelberg, New York: Springer 1981. 357 p., 14 Figs., 6 Tabs., DM 46,–.

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts stand in der Diskussion um Evolutionstheorie und Stammesgeschichte, vor allem unter Haeckels Einfluß, die Beziehung zwischen Ontogenie und Phylogenie im Zentrum der Auseinandersetzung. In der Folge tritt die Embryologie, von Ausnahmen abgesehen (Garstang 1922; de Beer 1930), bei evolutionsbiologischen Auseinandersetzungen in den

Hintergrund, während sich eine Integration von Evolutionstheorie, Palaeontologie und Genetik vorbereitet und in der synthetischen Theorie gipfelt (seit etwa 1940).

Seither haben die spektakulären Ergebnisse der Molekulargenetik, der Cytobiologie und der Entwicklungsphysiologie derart wichtige Erkenntnisse, die auch für Evolutionsfragen von Bedeutung sind, hervorgebracht, daß eine erneute Diskussion und Integration der alten Fragen auf neuer Ebene dringend notwendig wurde. Das vorliegende Buch enthält einen Zwischenbericht, basierend auf 20 Einzelvorträgen eines Dahlemer Symposions, an dem Molekularbiologen, Evolutionsforscher, Entwicklungsbiologen und Palaeontologen beteiligt waren, inwieweit nicht unmittelbar von Genom abhängige, also zelluläre Prozesse (Zellinteraktionen, Gewebsfaktoren, zeitlicher Ablauf, Entwicklungszwänge etc.) jenseits der Gene und neben Umweltfaktoren verändert werden können und für das Entstehen von Neuem Bedeutung haben können. Wenn auch das Wirken von Darwins Faktoren – genetische Variabilität und Selektion – als Basisgeschehen anerkannt wird, wird bezweifelt, daß diese allein ausreichen, um die Makroevolution zu erklären. Das Buch bringt einen interessanten und inhaltsreichen Bericht über den Stand der Diskussion, die noch weithin offen ist. Notwendig wäre wohl eine Diskussion, die durch Vertreter der nicht beteiligten Disziplinen (Botanik, Verhaltensforschung, Taxonomie und Morphologie) ergänzt wäre. Das Buch bietet im ganzen zahlreiche Anregungen und Informationen für den speziell Interessierten, setzt aber eine breite Vorbildung voraus.

D. Starck, Frankfurt/M.

Boer, L. E. M. de (Ed.): **The Orang Utan.** Its Biology and Conservation. Den Haag: Dr. W. Junk BV 1982. 376 p., US $ 76.

Das Buch über den Orang Utan nimmt unter den zahlreichen primatologischen Sammelbänden der letzten Jahre einen besonderen Rang ein. Die durchweg kompetenten Autoren der 19 Kapitel behandeln auf Grund eigener Forschung ausschließlich eine Reihe von Aspekten aus der Biologie der einen Art, soweit diese Bedeutung für den Schutz des äußerst bedrohten *Pongo pygmaeus* haben.

Einleitend informiert G. H. R. von Koenigswald über Herkunft sowie einstige und heutige Verbreitung des Orangs. M. L. Jones faßt die Ergebnisse seiner langjährigen Archivstudien über Orangs in Gefangenschaft zusammen. Erstimport am 29. 6. 1776 für die Menagerie des Prinzen von Oranien. Von 1776 bis 1925 lassen sich mindestens 300 Lebendimporte nach Europa, USA, Australien nachweisen. Seit 1926 wurden, soweit nachweisbar, 1027 Orangs importiert. Die Zahl der Geburten in Gefangenschaft (ohne Aborte, aber mit Totgeburten) beträgt für den Zeitraum 1928–1978 608.

Mehrere Kapitel (de Boer, Meera Khan, Seuanez u. a.) behandeln ausführlich genetische Probleme, insbesondere mit Hinblick auf das Vorkommen von intra- und subspezifischen Unterschieden (Cytogenetik, Chromosomenbau, Haemoglobin, Isoenzyme). Wichtig vor allem ist der Nachweis, daß sich mit Hilfe der Färbung der Chromosomenbänder stets Unterschiede am Chromosom 2 zwischen Sumatra- und Borneo-Orangs nachweisen lassen (pericentrische Inversion). Die Untersuchungen beruhen auf der Analyse der Karyotypen von 72 Individuen bekannter Herkunft und erlauben mit Sicherheit, wenn die Herkunft nicht bekannt ist, die Diagnose der Unterart bzw. ev. 50 % der Bastardnatur. Die strukturellen Differenzen am Chromosom 2 sind für die Züchtung in Gefangenschaft von erheblicher Bedeutung, da in einigen Fällen Unfruchtbarkeit oder Fehlgeburten bei Bastarden vorkamen. Es wird dringend empfohlen, bei der Zusammenstellung von Zuchtpaaren nur Partner der gleichen Unterart zu wählen. D. M. Jones behandelt zusammenfassend, was über Krankheiten (Klinik, Obduktion) bekannt ist. Kingsley informiert über die Herausbildung der sekundären Sexualunterschiede. Anwesenheit eines dominanten Backenwülstlers in einer Gruppe unterdrückt für einen gewissen Zeitraum die Ausbildung der Wülste bei jungen Männchen. Sehr eingehend werden die Physiologie der Fortpflanzung (van der Werp, ten Bosch), Sexualverhalten und Endokrinologie (Nadler) und Paarbildung und Sexualverhalten im natürlichen Habitat (Schürmann, protrahierte Beobachtungen über 4 Jahre) erörtert. Das Sozialverhalten der Orangs (Edwards) ist wesentlich komplexer und intensiver als zumeist angegeben. Galdikas kann auf Grund mühsamer und langwährender Beobachtungen und Kotuntersuchungen in freier Wildbahn die große Bedeutung des Orangs für die Aufrechterhaltung des Ökosystems Regenwald durch Verbreitung von Fruchtsamen klären.

In drei abschließenden Beiträgen (Aveling, Rijksen, de Boer) werden die Ergebnisse der vorausgehenden Beiträge in Hinblick auf das Problem der Arterhaltung ausgewertet und Möglichkeiten und Grenzen des Artenschutzes unter Berücksichtigung der Gesamtsituation ausgewertet. Rijksen betont, daß die einzige Maßnahme, die ein Überleben der Art auf Dauer sichern könnte, die Rettung ausreichender Bestände des natürlichen Biotops, des tropischen Regenwaldes ist. Die Anzahl noch frei lebender Orangs dürfte gerade noch ausreichen, um den Bestand zu sichern, wenn diese Forderung durchgesetzt werden kann. Sehr skeptisch äußert Rijksen sich über die Möglichkeiten der Ausbürgerung von Tieren aus Rehabilitationszentren und die Rückführung von im Zoo gezüchteten Orangs. Die Zuchten in Zoos dürften heute ausreichen, um auf längere Sicht den Bestand der Weltpopulation an Zoo-Orangs ohne Importe zu sichern. Auch dies bleibt für Forschung und Unterricht von unersetzlichem Wert, selbst wenn die Repatriierung von Zootieren abgelehnt wird.

Das Buch ist die beste und umfassendste Monographie zur Biologie des Orangs, der gegenüber

Schimpanse und Gorilla im Schrifttum zu kurz gekommen war. Es enthält, über das Referierte hinaus, eine Fülle neuer Beobachtungen und origineller Gedanken und Anregungen. Der Referent bedauert nur, daß in dem kurzen Beitrag von MAPLE über „Haltung in Gefangenschaft" die Pionierarbeit von G. BRANDES aus den zwanziger Jahren nicht erwähnt wird. Das Buch dürfte zum Standardwerk über den Orang für Primatologen, Ethologen, Tiergärtner und Naturschützer werden, aber darüber hinaus auch alle an der Biologie der Säugetiere Interessierte angehen. D. STARCK, Frankfurt/M.

SPINAGE, C. A.: **A Territorial Antelope: The Uganda Waterbuck.** London – New York – Toronto – Sydney – San Francisco: Academic Press 1982. 334 S., 65 Abb., 52 Taf., 56 Tab., US $ 49,50

Das vorliegende Werk ist das Ergebnis langjähriger umfassender Studien des Autors im Rwenzori Park in Uganda zur Biologie und sozialen Organisation des Wasserbocks *(Kobus ellipsiprymnus).* Nach einer Einführung in die Systematik, wobei die Schwierigkeiten der Abgrenzung von Unterarten und Arten dargelegt werden, und Hinweisen zur Stammesgeschichte folgt eine ausführliche Beschreibung der Untersuchungsgebiete. Im Kapitel „Methodik" werden Fang und Markierung der Tiere beschrieben, die Maße mitgeteilt, die an den gefangenen Individuen genommen wurden, und Hinweise zur Altersbestimmung gegeben; schließlich wird erläutert, wie die Wasserböcke beobachtet wurden. Damit werden die mitgeteilten Ergebnisse transparent und nachvollziehbar.

Zahlreiche Aspekte der Biologie des Wasserbocks werden behandelt. So werden neben Gewichts- und Größenangaben der Tiere bei verschiedenem Alter unter Berücksichtigung des Geschlechts auch einzelne Organe größenmäßig erfaßt, Daten zur Reproduktion mitgeteilt und das Fortpflanzungsverhalten beschrieben. In einem weiteren Kapitel befaßt sich der Autor mit dem Geburtsvorgang und dem Mutter-Kind-Verhalten. Sehr ausführlich wird auf die Populationsstruktur eingegangen, dabei werden die Faktoren erörtert, die das Überleben der Individuen beeinflussen; Jugendsterblichkeit, Hunger und Krankheiten gehören hierher ebenso wie Todesfälle durch Rivalenkämpfe und besonders Verluste durch Räuber.

Während viele Untersuchungen weitgehend auf ein Gebiet beschränkt wurden, hat der Autor für Fragen zur Populationsdichte, zum Nahrungsangebot und zur Habitatwahl verstärkt auch andere, recht unterschiedliche Untersuchungsgebiete innerhalb des Parks hinzugezogen. In diesem Zusammenhang wird auch die besondere physiologische Abhängigkeit des Wasserbocks vom Wasser erörtert. Eingehend und ebenfalls alle Untersuchungsgebiete umfassend wurde die soziale Organisation studiert, wobei zu unterscheiden ist zwischen Weibchengruppe, Junggesellengruppe und den territorialen Böcken. Die Beziehungen zwischen diesen Gruppen werden dargestellt. Ausführlich wird die territoriale Organisation untersucht, wobei Qualität und Größe der Territorien eine Abhängigkeit vom Alter, d. h. von der Stärke der Böcke aufweisen. Hiermit im Zusammenhang stehen auch Einengungen, Erweiterungen und Verlagerungen der Territorien. Das territoriale Verhalten wird analysiert.

Die zur Territorialität ermittelten Ergebnisse stellt der Autor in einen großen Rahmen, in dem er Vergleiche zu anderen Wasserböcken (Reduncinae) aber auch zu Kuhantilopen (Alcelaphinae) zieht, von denen Untersuchungen vorliegen. Er erläutert die Bedeutung, welche die Territorialität vor allem im Rahmen der Paarung hat, diskutiert besonders aber den evolutiven Vorteil in dieser Weise organisierter Arten gegenüber Rangordnungsgesellschaften, für die er – anders als bei territorialer Organisation – eine Selektion auf Größe ableitet. Das aber kann sich negativ auswirken; als Beweis hierfür werden die ausgestorbenen pleistozänen Großsäuger angeführt, für die alle das Prinzip der Rangordnung galt.

Der Autor hat es verstanden, seine Ergebnisse anschaulich darzulegen und sie dabei durch zahlreiche, in Tabellen zusammengefaßte Daten belegt. Dem Leser werden darüber hinaus die dargestellten Sachverhalte durch Diagramme und viele Verhaltenssituationen durch Fotografien nahegebracht. Besonders hervorzuheben sind aber die allgemeinen Erkenntnisse, die aus den Ergebnissen abgeleitet werden. Sie machen das Werk für einen großen Leserkreis interessant.

D. HEINRICH, Kiel

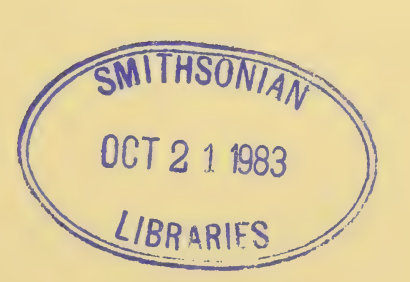
Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 248,– DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 45,– DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Vol. 48 (4), 193–256, August 1983 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde





Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Prof. Dr. Dieter Kruska, Institut für Haustierkunde, Biologie-Zentrum, Neue Universität, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

Z. Säugetierkunde 48 (1983) 4, 193–256
InterCode: ZSAEA 7 48 (4), 193–256 (1983)

Mit zwei Beilagen des Verlages Paul Parey

Species-limits of *Crocidura somalica* Thomas, 1895 and *Crocidura yankariensis* Hutterer and Jenkins, 1980 (Insectivora: Soricidae)

By R. Hutterer and Paulina D. Jenkins

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, and British Museum (Natural History), London

Receipt of Ms. 26. 11. 1982

Abstract

Additional information on the recently described *Crocidura yankariensis* is presented. The external characters are described for the first time, and distributional records are given for Sudan, Ethiopia, Kenya and Somalia. The species is also compared with *C. somalica*, and the species-limits of both are defined.

Introduction

After the description of *Crocidura yankariensis* (Hutterer and Jenkins 1980) more material became known to us from various localities in Africa. Hutterer and Kock (1983) recorded the species from Kordofan, Sudan, where it was found in owl pellets, as was the type series from Nigeria. We are now able to report on the first complete specimens and to describe the external characters of the species. A re-examination of material studied by Haymann (1937), Beaux (1937), Funaioli and Simonetta (1960), Heim de Balsac (1966), Corbet and Yalden (1972) and Yalden et al. (1976) revealed that these authors had already handled but misidentified specimens of *C. yankariensis.* As the newly described species is superficially similar to *C. somalica* Thomas, 1895, we found it necessary to define the limits of that species and to point out the differences between them.

Materials, Abbreviations

40 specimens of *C. yankariensis* were available, of which 4 were complete specimens preserved in alcohol, 5 skins with skulls, 3 single skulls, and 28 skull fragments from owl pellets. We examined also 25 *C. somalica*; 2 specimens in alcohol with skulls (Holotype and paratype), 2 skins with skulls, and 21 skull fragments from owl pellets. This material forms part of the collections of the following institutions (with identifying symbols in parentheses): British Museum (Natural History), London (BM[NH]), Hungarian Natural History Museum, Budapest (HNHM), Museo Zoologico della Specola, Firenze (MZF), Museo di Storia Naturale, Genova (MG), Senckenberg-Museum, Frankfurt (SMF), Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (SMNS), Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK), Harrison Zoological Museum, Sevenoaks (HZM).

Abbreviations for measurements used in the text are: HB = length of head and body; T = length of tail; HF = length of hindfoot without claws; E = length of pinna from base to outer margin; WT = weight in grams. Skull measurements: CI = Condyloincisive length; IW = least interorbital width; GW = greatest braincase width; HCC = height of braincase; UTR = length of upper toothrow. All measurements are in millimeters.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4804-0193 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 193–201

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Accounts of species

Crocidura somalica Thomas, 1895

Crocidura somalica Thomas, 1895: 52 (Galadi, Webi, Shebeli, Ethiopia); Trouessart, 1897: 199 (listed); Drake-Brockmann, 1910: 170 (listed); Dollmann, 1915: 511 (described); Cabrera, 1925: 158 (listed); Allen, 1939: 45 (listed); Moreau, Hopkins and Hayman, 1946: 397 (type locality fixed); Swynnerton, 1959: 188 (listed under the *fuscomurina* group); Funaioli, 1971: 43 (discussed, figured); Gureev, 1971: 175; 1979: 413 (listed); Yalden, Largen and Kock, 1976: 13–14 (listed), 9, 11 (figured), 69 (mapped, part only); Heim de Balsac and Meester, 1977: 24 (listed, in part, specimen from Webi Shebeli); Corbet and Hill, 1980: 30 (listed); Harrison, 1980: 387, 388 (Khadrafi, Oman; compared with holotype, figured); Hutterer, 1981a: 222, 236 (Shifra, Danakil, Ethiopia), 237 (discussed), 238 (mapped); 1981b: 3, 4 (figured), 5, 6 (discussed), 7 (mapped, in part, specimen from Ethiopia only); Honacki, Kinman and Koeppel, 1982: 82 (listed); Demeter, 1982: 285 (Awash N. P. Ethiopia); Hutterer and Kock, 1983: 22 (Angolo, Sudan), 19, 21 (figured).

Holotype. Young female (BM[NH] 93.6.30.7.), preserved in spirit, skull extracted. "Webi Shebeli, Somaliland", restricted to Middle Webi Shebeli, about 5° 30′ N, 44° E, near Geledi (= Galadi), Ethiopia, by Moreau, Hopkins and Hayman (1946).

Other material. Ethiopia: ♂ BM(NH) 94.1.8.2. (in alcohol, skull extracted) Webbi Shebeli; ♂ SMNS 24093 (skin and skull) Shifra, Danakil desert, 11° 40′ N, 40° 00′ E; 17 skulls from owl pellets, in HNHM and ZFMK, Awash N. P., 8° 56′ N, 39° 57′ E; Sudan: SMF 35939, 35944, 60243–4 (4 skulls from owl pellets) Angolo, Kordofan, 10° 31′ N, 29° 53′ E; Oman: ♂ HZM 1.9149 (skin and skull) Khadrafi, Dhofar, 16° 41′ N, 53° 09′ E.

Diagnosis and description. Size small, with HB 53–77 mm, T 40–47 mm, HF 11.2–13.0 mm, E 5–7.2 mm; WT about 8 grams. Colour description from Thomas 1895: "General colour above slaty grey, more or less variegated with brown. Belly clearly grey; chin white. Ears whitish, vera finely haired. Hands and feet white. Tail fairly long, slender, not markedly incrassated, but yet thicker at its base, whence it evenly tapers to its tip; pale brown above, white below, the bristles white." The skin of SMNS 24093 agrees fairly well with Thomas's description except that the ears are not white, but brown. It has also a small white spot at the forehead. The dorsal hairs are 3–4 mm in length.

The skull (Fig. 9) is compared with that of *C. yankariensis* below. Measurements are shown in Table 1.

Distribution. Dry savannas and semi-desert areas of Ethiopia and Kordofan, Sudan. The species is not known from Somalia, although it probably occurs there. A single record from Oman, Arabia (Harrison 1980).

Remarks. Poorly represented species, known only from a few localities. The record from Oman, Arabia is surprising, as it is the first record of an African shrew from the Arabian peninsula. The single specimen (HZM 1.9149) shows slight cranial differences from the holotype and paratype of *C. somalica*, mainly in the anterior part of the skull, in which the interorbital, maxillary and rostral regions are slightly narrower. However the general form of the skull, measurements and coloration are very similar to the specimens of *somalica* and we think it is correctly assigned to this species or represents a closely related



Fig. 1. Crocidura yankariensis. Drawing based on BM (NH) 55.618 from Kordofan, Sudan

form. Without additional specimens from Oman and of African *somalica* to give a clearer idea of variation within the species, it would be unwise to speculate further and at present the record of *somalica* from Oman should be accepted, with reservations.

Crocidura yankariensis Hutterer & Jenkins, 1980

Crocidura yankariensis Hutterer and Jenkins, 1980: 305 (Futuk, Yankari Game Reserve, Nigeria); Honacki, Kinman and Koeppl, 1982: 84 (listed); Hutterer and Kock, 1983: 23 (Angolo, Sudan), 19, 21 (figured).

Crocidura somalica: Beaux, 1937: 159 (Belet Amin, Somalia); Hayman, 1937: 531 (Kakuma, Kenya); Funaioli and Simonetta, 1960: 105–107 (Afgoi, Somalia), 106 (figured); Heim de Balsac, 1966: 201 (Afgoi and Belet Amin, Somalia), 202 (figured); Kingdon, 1974: 98 (figured), 99, 106 (mentioned); Heim de Balsac and Meester, 1977: 24 (listed and described); Hutterer, 1981b: 7 (mapped, in part).

Crocidura bicolor: Corbet and Yalden, 1972: 225 (Bahar Dar, Ethiopia); Yalden, Largen and Kock, 1976: 10 (specimen from Bahar Dar).

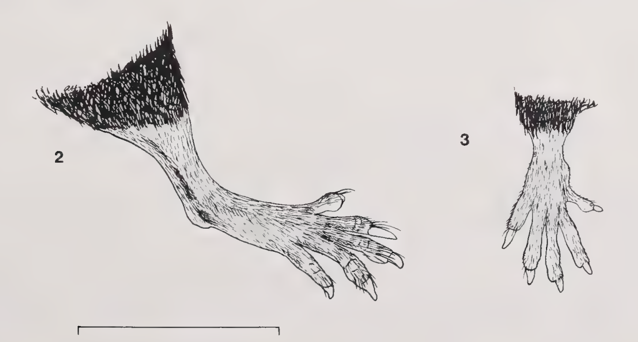
Holotype. HNHM 80.1.1., skull and mandible, from owl pellets, occipital region of skull missing. Futuk, 9° 50′ N, 10° 55′ E, near Yankari G. R., Nigeria.

Other material. Nigeria: further 12 skulls from Futuk and Wikki, Yankari G. R., now in HNHM, BM(NH) and ZFMK; Sudan: ?♀ BM(NH) 55.618 (in alcohol, skull extracted) Kordofan, probably Kadugli, 11° 00′ N, 29° 43′ E; SMF 35936–8, 35940, 35942–3, 35945–6, 60245–6, ZFMK 82.143–7 (15 skulls from owl pellets), Angolo, Kordofan, 10° 31′ N, 29° 53′ E; Ethiopia: ♀ BM(NH) 70.530 (flat skin and skull) Bahar Dar, 11° 35′ N, 37° 25′ E; Kenya: ♀ BM (NH) 36.11.4.55 (in alcohol, skull extracted), W of Lake Rudolf, ? Kakuma, 3° 43′ N, 34° 53′ E; Somalia: MZF 2219, 2220, 2224–2227 (in alcohol, one skin, and skulls), Afgoi, 2° 08′ N, 42° 07′ E; MG 32908a, b, d (skins and skulls), Belet-Amin, 0° 11′ N, 42° 47′ E.

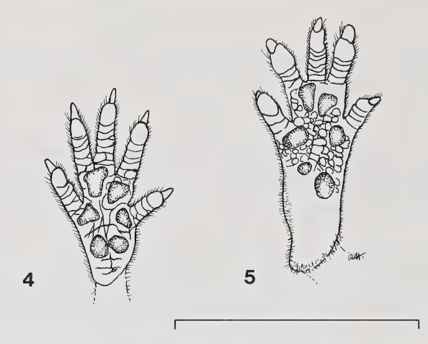
Diagnosis and description. A small shrew with HB 52–60 mm, T 35–41 mm, HF 9.5–10.1 mm, E 6–7,5 mm; WT about 5 grams. Body covered with short hairs, 2–3 mm in length. Basal parts of body hairs grey, dorsal hairs with brownish tips, ventral hairs with greyish tips. General appearance of dorsal fur olive-brown, of ventral fur smoke grey (in BM[NH] 55.618) or light greyish olive (MZF 2220, MG 32908a, b, d). No sharp line between dorsum and venter. The colour of BM(NH) 70.530 from Ethiopia is deep fuscous dorsally, and near light neutral grey ventrally; the specimen shows a more sharp transition line between dorsum and venter.

Muzzle from nose-tip to eyes without long bristles but covered with fine short brownish hairs. Whiskers long, up to 22 mm in length.

Ears (Fig. 7) large, covered with very fine short brownish hairs; long stiff bristles present along the inner folds, but less than in *C. somalica*; further details are shown in



Figs. 2–3. Crocidura yankariensis (BM [NH] 55.618); dorso-lateral aspect of the tibia and hindfoot (2) and dorsal aspect of forehand (3). (Scale 10 mm)

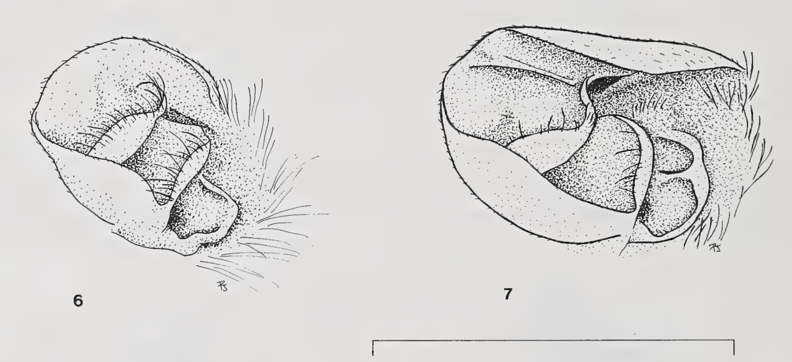


Figs. 4–5. Crocidura yankariensis (BM [NH] 55. 618); ventral aspects of forehand (4) and hindfoot (5). (Scale 10 mm)

Figs. 6 and 7. Hands and feet (Figs. 2, 3) covered with fine whitish hairs. Soles with six pads, naked (Figs. 4, 5). Toes of hindfeet very short, the whole hindfoot being only slightly larger than the outer ear. A considerable part of the tibia is free of long body hairs (Fig. 2), this being an important character for the external recognition of the species.

Tail short (67 % of HB), thick at its base, and densely covered with long bristles near to its tip. The colour of the tail is brownish dorsally, whitish ventrally.

The skull (Fig. 9) was described in detail earlier (Hutterer and Jenkins 1980). We have little to add to our description except that we can give measurements of several complete skulls (Tab. 1). Of the four dental peculiarities that are present in *C. yankariensis*, three have proven to be constant: the very broad metacone on the fourth upper premolar, the minute third lower molar, and the first lower molar with proto- and metaconid close together. The presence of subsidiary cusps on the first and second upper molars is not constant, although most of the specimens have at least one subsidiary cusp on the outer edge of the first upper molar.



Figs. 6–7. Right ear of *Crocidura somalica* (holotype) (6) and of *Crocidura yankariensis* (BM [NH] 55. 618) (7). (Scale 10 mm)

Distribution. Known from Sudan savanna zone in Nigeria, Sudan, Ethiopia, Kenya and Somalia (see map, Fig. 8).

Habitat. Mainly from dry savanna, except specimen from Bahar Dar which is wet lush grassland with dense thickets and scattered boulders, frequently waterlogged in the wet season.

Remarks. C. yankariensis was present in various museum collections at least since the 1930's but was not recognised as such because of confusion with another poorly known

shrew – *C. somalica*. Specimens were incorrectly attributed to *C. somalica*, initially on the basis of the type description and perhaps later in comparison with previously misidentified material (see synonymy). In the BM(NH) collection, specimens of *C. yankariensis* had been variously misidentified as *C. somalica* (Hayman, 1937), *C. bicolor* Bocage, 1889 (Corbet and Yalden 1972; Yalden, Largen and Kock 1976) or left unidentified. It was only after publication of the description of *C. yankariensis* based on owl pellet material, that the senior author discovered some of these misidentifications within several museum collections.

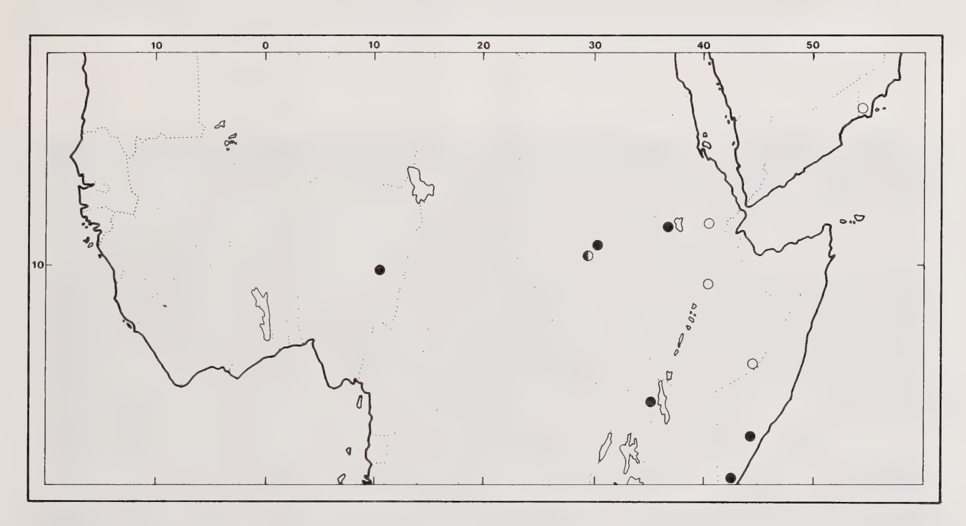


Fig. 8. Known distribution of *Crocidura somalica* (○) and *Crocidura yankariensis* (●); sympatric occurrence shown by ◐.

Comparisons. The following table summarizes the diagnostic characters of *C. somalica* and *C. yankariensis*. The skulls of both species are also shown in Fig. 9.

C. somalica	*C. yankariensis*
In profile, skull slopes gradually upwards from rostrum to back of braincase.	Gradual slope from rostrum to lacrymal region, interorbital region depressed, braincase increases in height sharply towards posterior.
Anterior termination of rostrum forms an abrupt ca. 60° angle. Rostrum relatively long and slender.	Anterior termination rounded. Rostrum appears to be short due to anterior portion being slender, followed by pronounced protrusion in the maxilla above the anterior portion of the premolar.
Zygomatic process of maxilla not pronounced, subangular, aligned with paracone of M^2. Skull medium in width at this point.	Zygomatic process of maxilla well developed, angular, aligned with middle of M^2. Skull broad at this point.
Gradual increase in width from anterior part of interorbital region to posterior.	Interorbital region a shallow curve from narrow anterior to broad posterior.
Superior articular facet of braincase subangular; without crest.	Well marked angular crest present.

C. somalica (continued)

Braincase sub-oval in dorsal view, its maximum width is at slightly over half of the distance from the superior articular facets. Occiput relatively deep, lambdoid crest sub-triangular.

Coronoid process of mandible medium in height and width. Dentition as in other crocidurines, lacks dental peculiarities of *C. yankariensis.*

C. yankariensis (continued)

Braincase parallel-sided from superior articular facets to two thirds along the braincase, which is the point of maximum width. Occiput relatively narrow, lambdoid crest forms shallow curve on dorsal surface of braincase.

Coronoid process high and broad, dorsally broad and bluntly terminated.

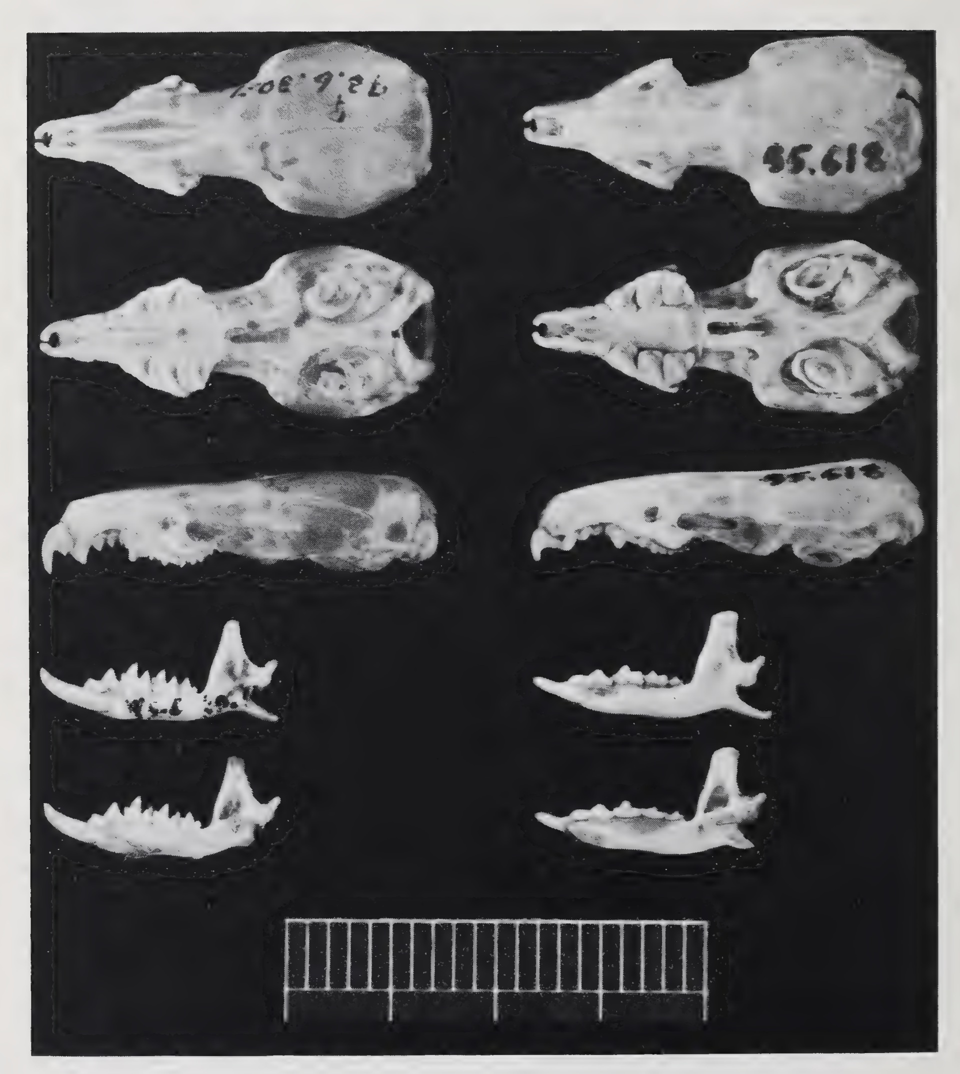


Fig. 9. Skulls of *Crocidura somalica* (holotype, BM [NH] 93.6.30.7.), on the left, and of *Crocidura yankariensis* (BM [NH] 55.618), on the right. (Scale 20 mm)

Table

External measurements and selected cranial measurements

			HB	T	HF	E	WT	CI	IW	GW	HCC	UTR	
						Crocidura somalica							
Ethiopia:	BM(NH) 93.6.30.7.	♀	53	40	11.2	7.0	–	19.2	4.2	8.5	4.2	8.4	juv., holotype
	BM(NH) 94.1.8.2.	♂	63	42.5	12.1	7.2	–	20.1	4.4	8.7	4.4	8.7	juv.
	SMNS 24093	♂	77	46	13	5.0	8	20.1	4.3	9.1	4.7	8.4	ad.
Oman:	HZM 1.9149	♂	68	47	11.6	9.3	–	20.4	3.8	8.7	4.2	8.7	ad. (Harrison 1980)
						Crocidura yankariensis							
Sudan:	BM(NH) 55.618	?♀	60	41	10.1	7.2	–	18.9	4.0	8.5	4.1	8.0	old ad.
Ethiopia:	BM(NH) 70.530	♀	66	36	9.5	7.5	4.5	–	4.0	–	–	7.7	y. ad., pregnant
Kenya:	BM(NH) 36.11.4.55	♀	55	35	9.5	6.5	–	–	3.9	–	–	7.8	old ad.
Somalia:	MZF 2225	–	52	40	10	6.5	–	–	–	–	–	–	ad.
	MZF 2227	?♀	53	40	9.8	6	–	18.8	4.0	8.2	4.0	8.4	ad.
	MG 32908a	♀	?77	40	9	–	–	18.5	3.9	8.2	3.6	8.1	ad.
	MG 32908b	–	57.5	37	10	8	–	–	–	–	–	–	ad.
	MZF 2220	?♀	54	36	9.5	–	–	19.5	4.1	8.4	4.1	8.5	y. ad.
	MZF 2226	–	–	–	–	–	–	19.1	4.1	8.4	3.7	8.5	y. ad.
	MZF 2219	–	–	–	–	–	–	19.0	3.9	8.2	3.6	8.4	juv.
	MZF 2224	–	–	–	–	–	–	18.4	4.1	–	3.6	8.3	juv.
	MG 32908d	–	52	35.5	10	6	–	–	4.3	–	–	7.8	juv.

Acknowledgements

We thank all collegues and institutions who let us examine materials used for this study, particularly Dr. Maria Luisa Azzaroli, Firenze, Dr. Gianna Arbocco, Genova, Dr. Andrew Demeter, Budapest, and Dr. David L. Harrison, Sevenoaks. The photographic work for Fig. 9 was done by Mr. Philipp R. Crabb of the photographic unit of the British Museum (Natural History). Mrs. Irmtrud Kurscheid prepared the map for Fig. 8.

Zusammenfassung

Artgrenzen von Crocidura somalica Thomas, 1895 und Crocidura yankariensis Hutterer und Jenkins, 1980 (Insectivora: Soricidae)

Die Beschreibung der nach Schädelmaterial aufgestellten Spitzmausart *Crocidura yankariensis* wird anhand vollständigeren Materials ergänzt, vor allem die äußeren Merkmale der Art betreffend. Fehlbestimmtes Material in verschiedenen Museen zeigt weiterhin, daß die aus Nigeria beschriebene Art eine viel weitere Verbreitung hat; neue Funde liegen aus Sudan, Äthiopien, Kenia und Somalia vor. Da Verwechslungen vor allem mit der ähnlichen Art *C. somalica* vorkamen, wird das Wissen über diese Art zusammengefaßt, und es werden die Artgrenzen für beide definiert.

References

Allen, G. M. (1939): A checklist of African mammals. Bull. Mus. comp. Zool. Harv. **83,** 1–763.

Beaux, O. de (1937): Mammiferi. Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria **15** (58), 150–173, pls. 9–16.

Bocage, J. V. B. du (1889): Mammifères d'Angola et du Congo. J. Sci. Math. Phys. e Nat., Lisboa (2) **1,** 8–32.

Cabrera, A. (1925): Genera mammalium Insectivora Galeopithecia. Madrid, 1–232, 18 pls.

Corbet, G. B.; Hill, J. E. (1980): A world list of mammalian species. London and Ithaca, 1–226.

Corbet, G. B.; Yalden, D. W. (1972): Recent records of mammals (other than bats) from Ethiopia. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) **22** (8), 213–252.

Demeter, A. (1982): Prey of the Spotted Eagle-Owl *Bubo africanus* in the Awash National Park, Ethiopia. Bonn. zool. Beitr. **33,** 283–292.

Dollman, G. (1915): On the African shrews belonging to the genus *Crocidura.* 6. Ann. Mag. nat. Hist. (8) **16,** 506–514.

Drake-Brockman, R. E. (1910): The mammals of Somaliland. London, 1–201, 19 pls.

Funaioli, U. (1971): Guida breve dei mammiferi della Somalia. Firenze, 1–232, 17 pls.

Funaioli, U.; Simonetta, A. M. (1960): Spedizione biologica in Somalia, 1959. Risultati zoologici, 3. Insectivora. Monitore zool. ital. **68** (1–2), 103–110.

Gureev, A. A. (1971): Zemleroiki (Soricidae) fauny mira. Leningrad, 1–253.

— (1979): Nasekomoyadnie (Mammalia, Insectivora). Fauna SSSR, Mlekopitayushchie. Nauka, Leningrad, **4** (2), 1–502.

Harrison, D. L. (1980): The mammals obtained in Dhofar by the 1977 Oman Flora and Fauna Survey. J. Oman Stud., Spec. Rep. **2,** 387–397.

Hayman, R. W. in J. St. Leger (1937): Mammals collected by the Lake Rudolf Rift Valley Expedition, 1934. Ann. Mag. nat. Hist. (10) **19,** 524–531.

Heim de Balsac, H. (1966): Contribution à l'étude des Soricidae de Somalie. Monitore zool. ital. **74,** 196–220, 1 pl.

Heim de Balsac, H.; Meester, J. (1977): Part I. Order Insectivora, 1–29, in Meester, J.; Setzer, H. W. (eds.): The mammals of Africa: an identification manual. Washington.

Honacki, J. H.; Kinman, K. E.; Koeppl, J. W. (1982): Mammal species of the world. Lawrence, 1–694.

Hutterer, R. (1981a): Zur Systematik und Verbreitung der Soricidae Äthiopiens (Mammalia; Insectivora). Bonn. zool. Beitr. **31** (1980), 217–247.

— (1981b): Nachweis der Spitzmaus *Crocidura roosevelti* für Tanzania. Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A (342) **9,** 1–9.

Hutterer, R.; Jenkins, P. D. (1980): A new species of *Crocidura* from Nigeria (Mammalia: Insectivora). Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) **39** (5), 305–310.

Hutterer, R.; Kock, D. (1983) Spitzmäuse aus den Nuba-Bergen Kordofans, Sudan (Mammalia: Soricidae). Senckenbergiana biol. **63,** 17–26.

Kingdon, J. (1974): East African mammals. An atlas of evolution in Africa. Vol. 2 pt. A (Insectivores and bats). London, New York, 1–341.

Moreau, R. E.; Hopkins, G. H. E.; Hayman, R. W. (1946): The type localities of some African mammals. Proc. zool. Soc. Lond. **115** (3/4), 387–447.

Swynnerton, G. H. (1959): A tentative grouping of the species of the genus *Crocidura* Wagler, 1832 (Insectivora: Soricidae). Durban Mus. Novit. **5** (14), 185–189.
Thomas, M. R. O. (1895): Descriptions of five new African shrews. Ann. Mag. nat. Hist. (6) **16**, 51–55.
Trouessart, E.-L. (1897): Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium. Vol. I. Berlin, 1–664.
Yalden, D. W.; Largen, M. J.; Kock, D. (1976): Catalogue of the mammals of Ethiopia. 2. Insectivora and Rodentia. Monitore zool. ital. **8** (1), 1–118.

Authors' addresses: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1; Paulina D. Jenkins, British Museum (Natural History), Cromwell Road, London SW7 5BD, England

Untersuchungen zur Echoortung im Gruppenflug bei Mausschwanzfledermäusen *(Rhinopoma microphyllum)*

Von U. Schmidt und G. Joermann

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 13. 12. 1982

Abstract

Echolocation behaviour during group flight in Rhinopoma microphyllum (Chiroptera)

Investigated were the echolocation sounds of *Rhinopoma microphyllum* during single and group flights under laboratory conditions. In a 3-m-flight-tunnel and when flying in a large room exclusively FM-sounds with 5 to 7 harmonics were registered. Each of the 6 experimental animals had an individual frequency range of the harmonics that remained unchanged during group flights. Duration and temporal pattern of the sounds did not alter under these conditions either.

The only response to the acoustic activity of conspecifics consisted in a rise of sound intensity up to 20 dB. A similar reaction was observed when flying in the presence of noise.

Einleitung

Die insektenfressende Große Mausschwanzfledermaus, *Rhinopoma microphyllum*, besiedelt aride Gebiete von Indien bis zum Sudan (Harrison 1964). Sie bewohnt Höhlen und alte Bauwerke in Kolonien, die mehr als 1000 Individuen umfassen können (Brosset 1961). Kulzer (1966) untersuchte die Anpassung von *Rhinopoma* an das Wüstenklima; weitergehende Untersuchungen zur Biologie dieser Fledermaus fehlen.

Aus morphologischen Gründen werden die Vertreter der Familie Rhinopomatidae zu den primitivsten Fledermausformen gerechnet (Findley et al. 1972; Koopman 1982). Auch die Ortungslaute, die erstmals von Möhres und Kulzer (1956) beschrieben wurden, werden wegen ihrer flachen Frequenzmodulation und des Aufbaus aus vielen Harmonischen als ursprünglich angesehen (Simmons 1980).

Habersetzer (1981) beobachtete bei Freilanduntersuchungen an *R. hardwickei*, daß außer dem im Labor zu registrierenden kurzen FM-Laut, im freien Gelände auch ein langer, konstantfrequenter Ortungslaut (CF-Typ) vorkommt. Fliegen mehrere Mausschwanzfledermäuse dicht beisammen, verlagern sie die Frequenz dieses Lautes so, daß keine Frequenzüberschneidung zwischen den einzelnen Individuen auftritt.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4804-0201 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 201–210

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Gruppenflüge sind jedoch nicht nur im Freien, sondern viel häufiger in den Tagesquartieren zu beobachten. Diese Situation läßt sich unter Laborbedingungen annähernd simulieren. Es kann dabei analysiert werden, inwieweit das Ortungsverhalten durch die Laute der mitfliegenden Fledermäuse beeinflußt wird.

Material und Methode

Als Versuchstiere (Vt) dienten 6 (4 ♂♂, 2 ♀♀) *Rhinopoma microphyllum* (Abb. 1) aus der Umgebung von Kairo. Zum Zeitpunkt der Experimente waren die Fledermäuse seit ein bis zwei Jahren in Laborhaltung, wo sie ausschließlich mit Mehlkäferlarven *(Tenebrio molitor)*, denen einmal wöchentlich ein Multivitaminpräparat und Futterkalk beigemischt war, gefüttert wurden.



Abb. 1. Große Mausschwanzfledermaus *(Rhinopoma microphyllum)*

Drei der Vt (A, B, C) wurde in einem großen Raum (11,5 × 8,5 × 3,2 m) ein Flugweg andressiert (9 m Flugstrecke), die Untersuchung der übrigen Tiere (D, E, F) erfolgte in einem Flugtunnel (3 × 0,8 × 0,8 m), in dem sich der Flugweg mit Hilfe von 4 Lichtschrankenreihen verfolgen ließ (Aufbau des Flugtunnels s. ROTHER und SCHMIDT 1982). In beiden Versuchssituationen wurden die Ortungslaute bei Flügen der Einzeltiere und bei gemeinsamen Flügen (2er-Gruppen in allen Kombinationen; 3er-Gruppen) registriert und analysiert. Einzelflüge der Vt D–F wurden auch bei Beschallung mit „weißem" Rauschen (Frequenzbereich 25 Hz – 20 kHz) durchgeführt. Der Lautsprecher war dabei an der Landewand plaziert; die Lautstärke betrug 80 dB in 10 cm bzw. 67 dB RMS (rel. 2×10^{-5} N/m^2) in 2 m Entfernung.

Die Laute wurden mit einem Ultraschallmikrofon (Brüel & Kjaer 4135) über einen Meßverstärker (B & K 2607) auf einem Hochfrequenztonband (Lennartz 6000/500; linearer Frequenzbereich der Einheit: 10–100 kHz) aufgenommen; die Analyse erfolgte mit Hilfe von Sonagraph (Kay-Electric 7029), Frequenzspektrograph (Nicolet UA 500 A) sowie Oszillograph (Tektronix 502 A) und Laufbildkamera (Tönnies Recordine).

Ergebnisse

Ortungsverhalten im Flugtunnel

Die Ortungslaute von *R. microphyllum* bestehen aus 5–7 abwärts frequenzmodulierten Harmonischen. Am intensivsten sind die Harmonischen 2 bis 5 (Abb. 2). Die Dauer der Laute beträgt in der Mitte des Flugtunnels 1,8–2 ms. Beim Einzelflug senden die Vt auf dem ersten Drittel der Flugstrecke die Ortungslaute in 2er-Gruppen aus; 120 bis 200 cm vor der Zielwand setzen 3er- bis 5er-Gruppen ein; direkt vor der Landung wird eine Schlußgruppe aus 9 bis 13 Lauten abgegeben. Im Gruppenflug bleibt dieses Lautmuster erhalten. Die individuelle Lautabgabe ist völlig unabhängig vom Ortungsverhalten mitfliegender Fledermäuse, eine zeitliche Abstimmung nicht feststellbar.

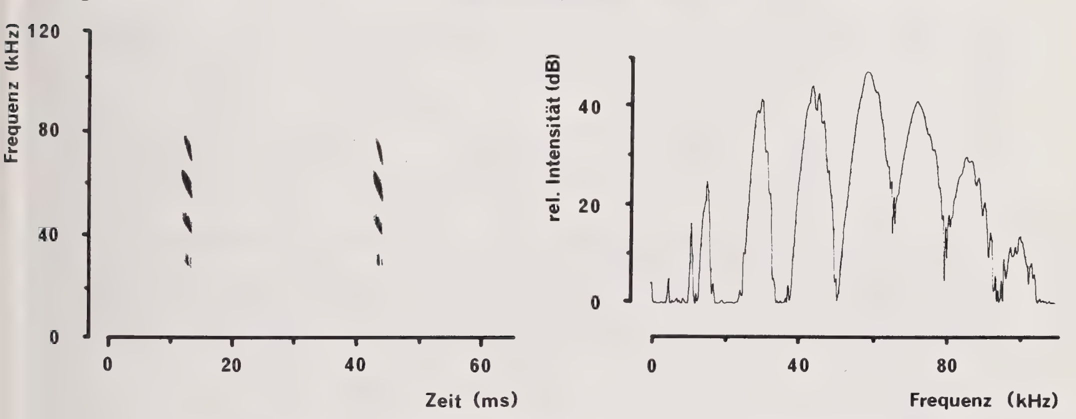


Abb. 2. Ortungslaut von *R. microphyllum. Links:* Sonagramm; *rechts:* Frequenzspektrogramm

Für den Vergleich zwischen Einzel- und Gruppenflügen wurden Dauer, Frequenzaufbau und Intensität der Laute analysiert. Zur Auswertung gelangten nur Gruppenflüge, bei denen die Vt maximal in einem Abstand von 40 cm hintereinander flogen. Hierbei konnten die Laute den einzelnen Individuen anhand der Oszillographenfilme und Spektrogramme eindeutig zugeordnet werden.

Da sich die Dauer der Laute während des Fluges verändert, wurden für die Analyse dieses Parameters jeweils die Laute herangezogen, die nach Passieren der 3. Lichtschranke (120 cm vor dem Ziel) zu registrieren waren (n: 4 Einzelflüge/Individuum; 3 Gruppenflüge/Kombination). Die Dauer wurde sowohl am Oszillographen als auch anhand von Sonagrammen bestimmt. Die individuelle Lautdauer unterscheidet sich beim Einzelflug nicht signifikant von der im Gruppenflug (Tab. 1).

Zur Charakterisierung des Frequenzgehaltes wurde jeweils die 2. Harmonische ausgemessen. Sowohl die oberen und unteren Frequenzgrenzen (10 dB unter dem Maximalwert)

Tabelle 1

Dauer der Ortungslaute (ms; $\bar{x} \pm s$) bei Einzelflügen und Flügen in 2er-Gruppen

Vt	Einzelflüge (n = 20)	Gruppenflüge (n = 30)
D	1,9 ± 0,2	2,0 ± 0,2
E	1,7 ± 0,1	1,6 ± 0,1
F	2,0 ± 0,3	1,8 ± 0,3

als auch die sich daraus ergebenden Mittenfrequenzen wurden in die Berechnung einbezogen. Die 10-dB-Grenzen erfassen ca. 2/3 des gesamten durchlaufenen Frequenzbereiches (Tab. 2). Der Frequenzaufbau aller Laute von 3 Einzelflügen / Tier und 2 Gruppenflügen / 2er-Kombination wurden bestimmt und graphisch dargestellt. Zur statistischen Berechnung wurden die Mittelwerte der Mittenfrequenzen der Laute zwischen den Lichtschranken herangezogen. Bei den Kombinationsflügen war dabei einem Individuum die Flugstrecke zugeordnet, vom anderen wurden die zeitgleichen Laute ausgewertet.

Tabelle 2

Frequenzen der 2. Harmonischen (10 dB unter Maximalwert bzw. gesamter Bereich) bei Einzelflügen

Die Laute wurden 120–200 cm vor der Landewand abgegeben

Vt	n	10-dB-Grenzen ($\bar{x} \pm s$)	Gesamter Frequenzbereich ($\bar{x} \pm s$)
D	23	27,3 ± 0,4 – 30,9 ± 0,7	25,6 ± 0,5 – 32,6 ± 0,5
E	20	25,0 ± 0,5 – 30,4 ± 0,7	23,4 ± 0,4 – 33,5 ± 0,5
F	17	27,4 ± 0,6 – 33,0 ± 0,9	25,7 ± 0,4 – 35,4 ± 0,7

Der Frequenzbereich der Ortungslaute ist bei den einzelnen Fledermäusen recht konstant (Tab. 3) und verändert sich auch im Laufe des Fluges nicht (unregelmäßige Schwankungen ± 1 kHz; Abb. 3). Zwischen den Vt finden sich jedoch charakteristische Unterschiede, die bis zu 2 kHz betragen können. Bei den Gruppenflügen bleibt die

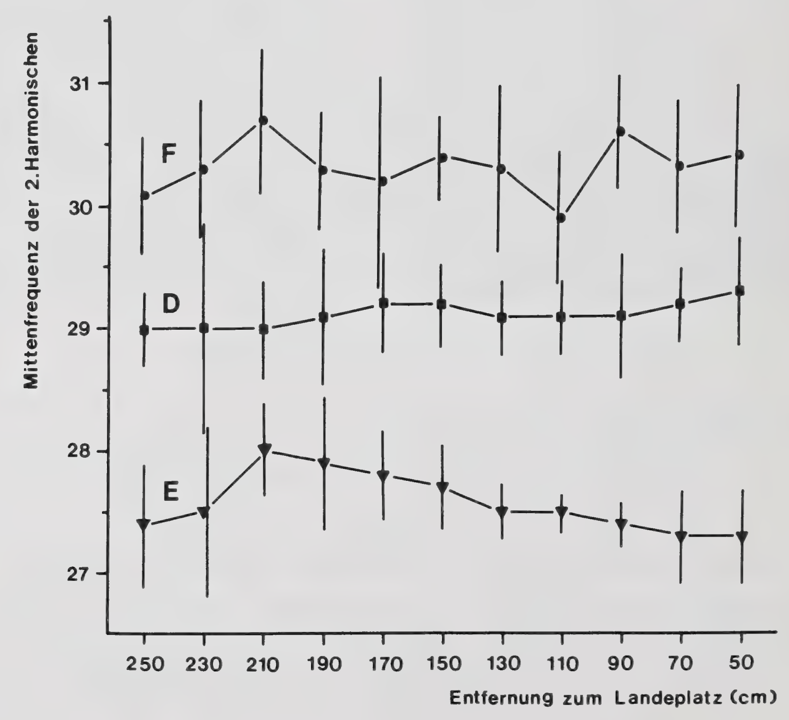


Abb. 3. Mittenfrequenzen der 2. Harmonischen der Vt D, E und F beim Einzelflug durch den Tunnel. $\bar{x} \pm s$ für 20-cm-Abschnitte (n = 3 Flüge/Tier)

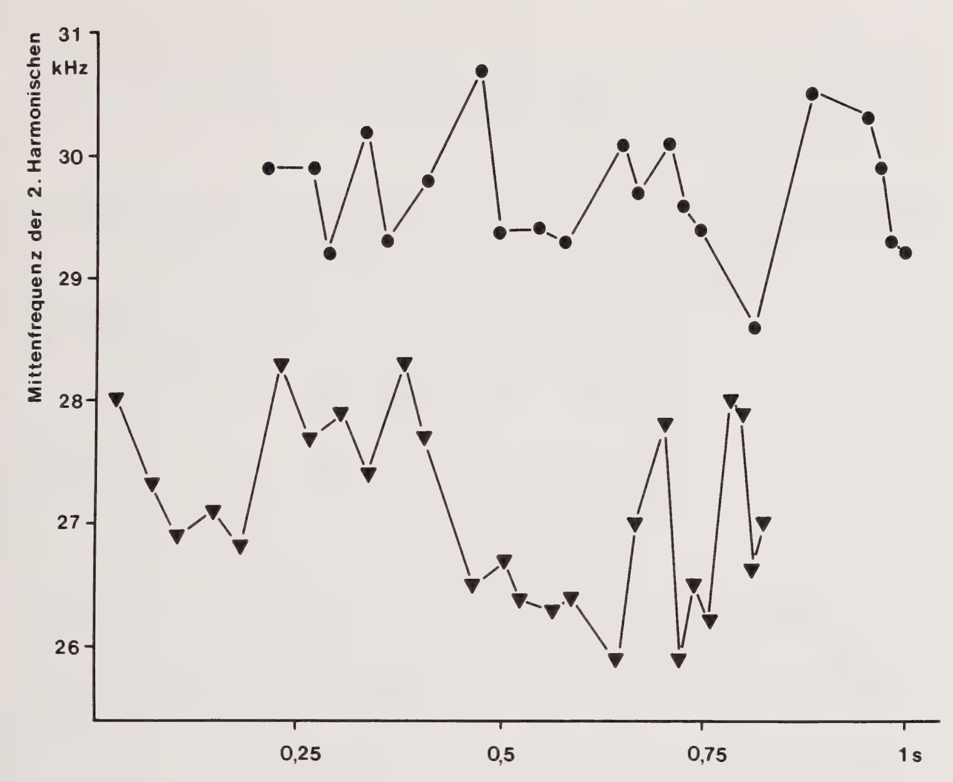


Abb. 4. Mittenfrequenzen der 2. Harmonischen der Ortungslaute während eines gemeinsamen Fluges der Tiere E ▼ und F ●

individuelle Mittenfrequenz erhalten (Abb. 4). Die geringfügigen Abweichungen zu den Einzelflügen lassen sich statistisch nicht absichern (Tab. 3). Der Frequenzbereich der 2. Harmonischen (10-db-Grenzen) erweitert sich jedoch um 0,5–2,5 kHz.

Zum Vergleich der Intensität wurde der Schalldruck von 1 und 2 m vor der Landewand abgegebenen Lauten gemessen und auf einen Abstand von 10 cm zum Maul der Tiere umgerechnet (Joermann und Schmidt 1981). Bei den Einzelflügen liegt die mittlere Lautintensität bei 108–110 dB SPL; es fanden sich keine individuellen Differenzen. Eine

Tabelle 3

Mittenfrequenzen (kHz) der 2. Harmonischen bei Einzel- und Gruppenflügen der Tiere D, E und F

a: Laute 200–270 cm, b: 40–120 cm vor Landewand

Vt		Einzelflüge $\bar{x} \pm s$ (n)	Kombination D–E $\bar{x} \pm s$ (n)	Kombination D–F $\bar{x} \pm s$ (n)	Kombination E–F $\bar{x} \pm s$ (n)
D	a	29,0 ± 0,6 (23)	28,8 ± 0,7 (24)	28,6 ± 0,5 (23)	
	b	29,2 ± 0,4 (39)	28,8 ± 0,4 (28)	28,6 ± 0,4 (26)	
E	a	27,7 ± 0,7 (19)	27,2 ± 0,5 (26)		27,4 ± 0,7 (24)
	b	27,4 ± 0,3 (33)	26,9 ± 0,7 (28)		27,0 ± 0,9 (27)
F	a	30,3 ± 0,6 (20)		29,2 ± 0,5 (23)	29,6 ± 0,6 (20)
	b	30,2 ± 0,6 (36)		29,6 ± 0,6 (19)	29,8 ± 0,6 (28)

beträchtliche Intensitätssteigerung ist bei den Gruppenflügen zu verzeichnen. Schon wenn 2 Tiere zusammen fliegen, erhöht sich der Schalldruck im Mittel um ca. 15 dB; die Maximalwerte differieren sogar um 20 dB. Bei 3er-Gruppen tritt keine weitere Intensitätssteigerung mehr auf (Tab. 4).

Tabelle 4

Intensität der Ortungslaute (dB SPL; Peak-Werte, umgerechnet auf 10 cm vor dem Maul der fliegenden Fledermaus) in 1 bzw. 2 m Abstand vor der Landefläche

Mittel- und Maximalwerte bei Einzel- und Kombinationsflügen

Abstand vom Ziel	Einzelflüge (n = 36)	2er-Gruppen (n = 36)	3er-Gruppen (n = 36)
2 m	108,6 ± 2,3 (max. 113)	124,8 ± 2,4 (max. 132)	127,1 ± 2,8 (max. 132)
1 m	109,8 ± 2,6 (max. 114)	126,0 ± 3,6 (max. 135)	129,2 ± 5,7 (max. 135)

Echoortung im freien Flug

Die größten Unterschiede zu Flügen unter den räumlich stark eingeschränkten Bedingungen des Tunnels finden sich bei der Lautdauer. Auf der 9 m langen Flugstrecke gaben die Fledermäuse bei geringer Wiederholrate (11–17 Laute/s) bis 4 ms lange Laute ab, im Vergleich zu max. 2 ms im Flugtunnel (Abb. 5). Auffallend ist bei den Flügen im großen Raum die gleichmäßige Abnahme der Dauer der Laute (auf ca. 1 ms) in der Landephase. Die Regressionsanalyse ergab eine Steigung der Anpassungsgeraden von $5{,}2 \cdot 10^{-3}$ (r = 0,99), d. h. eine Verkürzung der Laute um ca. 0,5 ms/100 ms.

Die Laute besitzen einen hyperbolischen Frequenzverlauf mit einem steilen Frequenzabfall am Anfang, der sich gegen Ende des Lautes hin abflacht. Häufig findet sich ein gering intensiver Anfangsteil, in dem ein leichter Frequenzanstieg zu verzeichnen ist (Abb. 6). Bei den langen Lauten in der Mitte der Flugstrecke beträgt die Frequenzmodulation max. 3 kHz/ms (bezogen auf die 2. Harmonische); in der Schlußgruppe nimmt die Frequenzmodulation drastisch zu (max. 10 kHz/ms).

Die Mittenfrequenzen von je 15 Einzel- und Gruppenflügen wurden statistisch verglichen. Hinsichtlich dieses Parameters unterscheiden sich die Laute, die 200–400 ms vor der Landung abgegeben wurden, nicht von denen, die 600–800 ms früher ausgestoßen wurden. Auch die Vt A–C besitzen individuell charakteristische Mittenfrequenzen, die sich in den 2er-Kombinationsflügen nicht ändern (Tab. 5). Hierbei läßt sich nur Vt C von den beiden anderen Fledermäusen unterscheiden; A und B besitzen einen so ähnlichen Frequenzbereich, daß eine Identifizierung dieser Tiere in den Gruppenflügen nicht möglich war.

Bei den Flügen im großen Raum läßt sich die Intensitätssteigerung im Gruppenflug bestätigen. Da hierbei der Abstand der Tiere zum Mikrofon nicht definiert werden kann,

Tabelle 5

Mittenfrequenzen (kHz) der 2. Harmonischen bei Einzel- und Gruppenflügen der Tiere A, B und C

Vt	Einzelflüge $\bar{x} \pm s$ (n)	Kombination B–C $\bar{x} \pm s$ (n)	Kombination A–C $\bar{x} \pm s$ (n)
A	29,3 ± 0,5 (20)		29,6 ± 0,4 (13)
B	29,5 ± 0,3 (27)	30,3 ± 0,6 (20)	
C	28,1 ± 0,5 (24)	28,1 ± 0,6 (20)	28,3 ± 0,4 (13)

Abb. 5. Intervallzeit (A), Frequenz (B) und Dauer (C) der Laute eines *R. microphyllum* beim Flug in einem großen Raum. In B ist der Frequenzbereich der 2. Harmonischen (10-dB-Grenzen) und die sich daraus ergebende Mittenfrequenz aufgetragen; die Zahlen 1–4 kennzeichnen die in Abb. 6 dargestellten Laute. Für die Abnahme der Lautdauer in der Landephase wurde die Regressionsgerade berechnet (punktierte Linie in C)

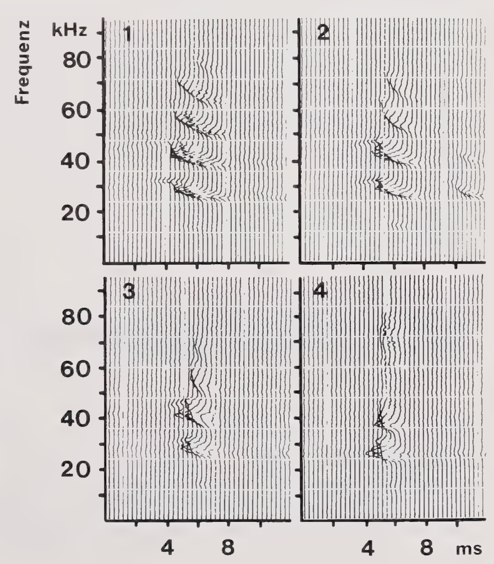


Abb. 6. Aufbau von Ortungslauten, die beim Flug in einem großen Raum abgegeben wurden (die Laute 1–4 sind in Abb. 5 gekennzeichnet). Ordinate: Frequenz (kHz), Abszisse: Zeit (zeitlicher Abstand der Linien 0,3 ms); die Amplituden der im jeweiligen Zeitraum auftretenden Frequenzen sind durch die Stärke der Ausbauchung der Kurzzeitspektrogramme charakterisiert (Überlappung 50 %)

sind nur qualitative Aussagen möglich. Wie im Flugtunnel sind auch bei diesem Experiment im Gruppenflug am Meßverstärker um ca. 20 dB höhere Maximalwerte ablesbar als im Einzelflug.

Einfluß von Umgebungsgeräuschen auf das Ortungsverhalten

Im Laufe der Versuche zeigte sich, daß *R. microphyllum* nicht nur im Gruppenflug die Intensität der Ortungslaute erhöht, sondern in gleicher Weise auch auf andere akustische Reize reagiert (z.B. Peil- und Soziallaute anderer Fledermausarten, Zischen). Durch Beschallung mit „weißem" Rauschen sollte diese Reaktion systematisch geprüft werden.

In diesem Experiment wurden vier Situationen untersucht: Kontrollflüge, Dauerrauschen während des gesamten Fluges, Beginn und Beendigung der Beschallung nach ca. 1/3 der Flugstrecke. Analysiert wurden die Laute in 2 m (vor dem Umschalten) und 1 m Entfernung vor der Landewand.

Tabelle 6

Lautintensität (dB SPL, Peak-Werte) in 1 bzw. 2 m Abstand vom Landeplatz (umgerechnet auf 10 cm vor dem Maul des Vt) bei Kontrollflügen, Dauerrauschen und bei Anschalten des Rauschens nach Passieren der 2-m-Marke

		D		E		F	
		2 m	1 m	2 m	1 m	2 m	1 m
Kontrolle	$\bar{x}$	109,7	105,8	111,1	109,0	111,2	105,3
	s (n)	1,4 (6)	1,9 (8)	2,2 (24)	2,3 (23)	1,4 (14)	1,9 (14)
Dauer-rauschen	$\bar{x}$			119,9	121,5	119,4	118,6
	s (n)			2,0 (26)	1,6 (28)	1,0 (18)	1,6 (20)
Rauschen „an"	$\bar{x}$	111,0	120,1	109,5	117,9	109,9	115,6
	s (n)	2,0 (6)	2,3 (4)	1,2 (6)	2,2 (10)	2,6 (9)	1,7 (7)

Bei Dauerrauschen ist die Lautintensität um ca. 10 dB größer als bei den nicht beschallten Kontrollflügen (Tab. 6; Vt D war bei Dauerrauschen nicht zum Fliegen zu bewegen). Lautdauer und Frequenz bleiben wie im Gruppenflug unverändert; der Frequenzbereich erweitert sich geringfügig. Bei plötzlicher Beschallung während des Fluges läßt sich die Reaktionsgeschwindigkeit ermitteln. Die Erhöhung der Lautintensität tritt 50–80 ms nach Beginn des Rauschens auf und erreicht nach ca. 100 ms die volle Reaktion (Abb. 7). Wird das Rauschen während des Fluges unterbrochen, so nimmt die Intensität ab. Im Gegensatz zur „an"-Reaktion erfolgt die Abnahme langsamer und z.T. unvollständig.

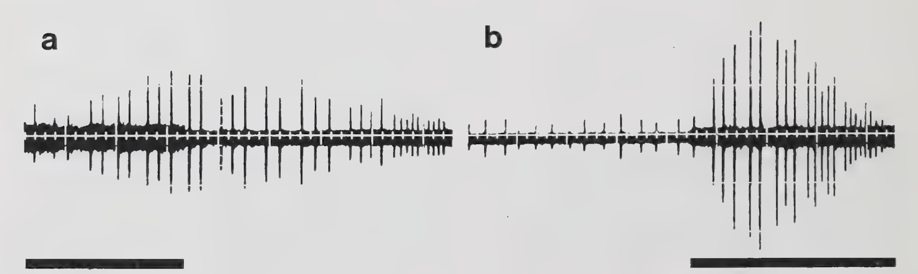


Abb. 7. Oszillogramme der Ortungslaute beim Flug (von links nach rechts) mit partieller Beschallung durch Rauschen (schwarze Balken). a: Abschalten der akustischen Störung, b: Anschalten des Rauschens während des Fluges

Diskussion

Die Echoortung im Gruppenflug stellt ein bisher ungelöstes Problem der Fledermausforschung dar. Besonders in den Tagesquartieren und beim Ausflug zum Nahrungserwerb kann man häufig viele Individuen gleichzeitig auf engem Raum fliegend beobachten. Es ist anzunehmen, daß dabei die Echoortung durch die Laute der mitfliegenden Artgenossen beeinflußt wird. Die Ortungslaute dieser Fledermäuse stellen eine intensive und komplizierte Geräuschkulisse dar, aus der jedes Individuum das Echo der eigenen Laute heraushören und identifizieren muß. Auch in freier Umgebung fliegen Fledermäuse oft dicht zusammen. Miller und Degn (1981) konnten beobachten, daß in dieser Situation *Pipistrellus pipistrellus* CF-Laute in unterschiedlichen Frequenzbändern benutzt; eine ähnliche Reaktion fand Habersetzer (1981) bei *Rhinopoma hardwickei.*

Die Störanfälligkeit der Echoortung scheint extrem gering zu sein (Webster 1967). Auch in unseren Experimenten wurde der Flug durch die Laute anderer Fledermäuse nicht beeinträchtigt. Allerdings tendierten die Tiere dazu, im Flugraum einen größeren Abstand zu halten. In den hier untersuchten Flugsituationen bestand die Anpassung an den Gruppenflug allein darin, die Intensität der Laute um bis zu 20 dB (10facher Schalldruck) zu erhöhen. Diese Intensitätssteigerung ist sehr unspezifisch, da sie nicht nur als Reaktion auf arteigene Laute, sondern bei allen akustischen Störungen, selbst solchen, die außerhalb des Frequenzbereiches der Orientierungslaute liegen, auftritt. Eine Intensitätserhöhung bei Störung mit Rauschen fanden auch Griffin et al. (1963) bei *Plecotus townsendii* und Simmons et al. (1978) bei *Eptesicus fuscus.*

In unseren Versuchssituationen konnten ausschließlich kurze FM-Laute registriert werden; bis 50 ms lange CF-Laute, wie sie Habersetzer (1981) bei *R. hardwickei* beschreibt, traten nicht auf. Von anderen Fledermausarten (*P. pipistrellus, Nyctalus noctula*; Pye 1978) ist bekannt, daß CF-Laute nur im Freiland produziert werden, während unter Laborbedingungen ausschließlich FM-Laute vorkommen. Es ist daher möglich, daß auch *R. microphyllum* in der adäquaten Situation CF-Laute verwendet. Eine Tendenz zur Verlängerung der Laute mit gleichzeitiger Verringerung der Frequenzmodulation fand sich beim Flug im großen Raum.

Bei CF-Lauten ist die Frequenz das einzige spezifische Charakteristikum. Bei Störung durch gleichartige Laute bietet die Frequenzveränderung den Vorteil, das eigene Echo wiederzuerkennen. FM-Laute besitzen hingegen bessere Möglichkeiten zur individuellen Charakterisierung. Zum einen sind die Frequenzparameter differenzierter. Anfangs- und Endfrequenz bestimmen einen Frequenzbereich, innerhalb dessen eine individuelle Frequenz betont werden kann. Wie die spektrographische Analyse gezeigt hat, besitzt jedes Tier ein individuelles Frequenzmuster, das sich auch im Gruppenflug nicht ändert und über lange Zeit (Messung in 4 Monaten Abstand) konstant bleibt. Weiterhin können die Laute durch ihre Dauer und Wiederholrate charakterisiert werden. So kann jedes Echo anhand der Frequenz- und Zeitparameter dem zugehörigen Ortungslaut zugeordnet werden. Diese Individualität der kurzen FM-Laute läßt sie besonders geeignet erscheinen, bei Störung durch viele fremde Lautquelle, z. B. durch Ortungslaute der Artgenossen, identifizierbare Echos zu bilden. Im Gegensatz zu den CF-Lauten sind die FM-Laute im Verhältnis zu den Intervallen sehr kurz (min. 1:15). Daher ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß das eigene Echo in eine Zeit fällt, in der weder fremde Ortungslaute noch Echos auftreten, die das schwache Signal maskieren können.

Besonders beim Flug in bekannter Umgebung, z. B. den Tagesquartieren – eine Situation, wie sie im Flugtunnel simuliert wurde –, darf die Bedeutung des Ortsgedächtnisses nicht unterschätzt werden (Neuweiler und Möhres 1967). Es genügt hierbei relativ wenig Information über die Umgebung, um die eigene Position zu bestimmen. Bei der großen Lautdichte (10 Laute/m in der Mitte des Flugtunnels) sind die Fledermäuse zur exakten Orientierung dabei wahrscheinlich nicht auf jedes Echo angewiesen.

Danksagungen

Wir danken Herrn Shebl Shaalan für die Beschaffung der Fledermäuse, Frau Karin Martensmeier für die Tierversorgung und technische Assistenz und der Deutschen Forschungsgemeinschaft für finanzielle Unterstützung.

Zusammenfassung

Bei der Großen Mausschwanzfledermaus *(Rhinopoma microphyllum)* wurde unter Laborbedingungen das Ortungsverhalten bei Einzel- und Gruppenflügen untersucht. Sowohl in einem 3 m langen Flugtunnel als auch beim Flug in einem größeren Raum wurden ausschließlich FM-Laute (bis max. 2 bzw. 4 ms Dauer) registriert. Der Frequenzaufbau der Laute der 6 Versuchstiere unterschied sich geringfügig. Diese individuelle Frequenzzusammensetzung blieb im Gruppenflug unverändert; desgleichen beeinflußten mitfliegende Artgenossen die Dauer und das zeitliche Muster der Laute nicht. Dagegen wurde im Gruppenflug die Intensität der Laute um bis zu 20 dB erhöht. Eine gleichartige Intensitätssteigerung fand sich auch bei Beschallung mit niederfrequentem Rauschen.

Literatur

Brosset, A. (1961): L'hibernation chez les chiroptères tropicaux. Mammalia **25**, 413–452.

Findley, J. S.; Studier, E. H.; Wilson, D. E. (1972): Morphologic properties of bat wings. J. Mammology **53**, 429–444.

Griffin, D. R.; McCue, J. J. G.; Grinnell, A. D. (1963): The resistance of bats to jamming. J. Exp. Zool. **152**, 229–250.

Habersetzer, J. (1981): Adaptive echolocation sounds in the bat *Rhinopoma hardwickei.* J. Comp. Physiol. **144**, 559–566.

Harrison, D. L. (1964): The mammals of Arabia. Vol. **1**. London: Ernest Benn Ltd.

Joermann, G.; Schmidt, U. (1981): Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus.* II. Lautaussendung im Flug und Korrelation zum Flügelschlag. Z. Säugetierkunde **46**, 136–146.

Koopman, K. F. (1982): A synopsis of the families of bats – Part II. Bat Research News **23**, 26–27.

Kulzer, E. (1966): Thermoregulation bei Wüstenfledermäusen. Natur und Museum **96**, 242–253.

Miller, L. E.; Degn, H. J. (1981): The acoustic behavior of four species of Vespertilionid bats studied in the field. J. Comp. Physiol. **142**, 67–74.

Möhres, F. P.; Kulzer, E. (1956): Untersuchungen über die Ultraschallorientierung von vier afrikanischen Fledermausfamilien. Zool. Anz. **19** Suppl., 59–65.

Neuweiler, G.; Möhres, F. P. (1967): Die Rolle des Ortsgedächtnisses bei der Orientierung der Großblatt- Fledermaus *Megaderma lyra.* Z. vergl. Physiol. **57**, 147–171.

Pye, J. D. (1978): Some preliminary observations on flexible echolocation systems. Proc. Fourth Int. Bat Res. Conf. 127–136. Nairobi: Kenya Literature Bureau.

Rother, G.; Schmidt, U. (1982): Der Einfluß visueller Information auf die Echoortung bei *Phyllostomus discolor* (Chiroptera). Z. Säugetierkunde **47**, 324–334.

Simmons, J. A. (1980): Phylogenetic adaptations and the evolution of echolocation in bats. Proc. Fifth Int. Bat Res. Conf. 267–278. Lubbock: Texas Tech Press.

Simmons, J. A.; Lavender, W. A.; Lavender, B. A. (1978): Adaptation of echolocation to environmental noise by the bat *Eptesicus fuscus.* Proc. Fourth Int. Bat Res. Conf. 97–104. Nairobi: Kenya Literature Bureau.

Webster, F. A. (1967): Interception performance of echolocating bats in the presence of interference. In: Animal sonar system, Vol. 1, 673–713. Ed. by R. G. Busnel. Jouy-en-Josas: Laboratoire de Physiologie Acoustique.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. Uwe Schmidt und Gerhard Joermann, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Reproductive biology of *Pipistrellus mimus mimus* (Wroughton) in the Indian desert

By R. Advani

Central Plantation Crops Research Institute

Receipt of Ms. 3. 12. 1982

Abstract

Investigated the reproductive biology of the Pygmy Pipistrelle, *Pipistrellus mimus mimus* (Wroughton) in the western Rajasthan, India. Male bats remain fecund throughout the year. The littering activity is for twelve months, January to December, when 8.3 (November) to 85.0 (August) percent females are found to be pregnant. The litter size varies from 1–3, average being 2.2. Pre embryonic losses in the population varies from 4.5 to 13.5 %, the average being 5.7. No post embryonic mortality was observed. Rainfall has indirect influence over regulation of bat populations through regulating insect diversity and abundance.

A comparison of the reproductive biology of *P. mimus* has been made with *P. mimus* in Nanded (Central India), Calcutta and Ceylon and mammals inhabiting Indian desert in general.

Introduction

The state of Rajasthan which includes over 60 percent portion of the Great Indian Thar Desert (24.5–30.5° N : 60–70° E), harbours a varied and rich fauna of bats, comprising sixteen species spread over two suborders and seven families (Advani and Vazirani 1982). Although some information on feeding behaviour (Advani 1981a, b; Sinha and Advani 1976) is available, there is a large gap in our knowledge about reproduction patterns of bats inhabiting this arid and semi-arid biome of the Indian subcontinent.

In an attempt to fill up this lacuna, present communication deals with results of the investigations pertaining to reproductive biology and behaviour of the Indian Pygmy Pipistrelle, *Pipistrellus mimus mimus* Wroughton, 1899 (Chiroptera: Microchiroptera: Vespertilionidae), which is one of the most abundant bat species throughout India, inhabiting residential environment. The seasonal and monthwise breeding pattern of any bat species has been studied for the first time in the Indian desert.

Material and methods

During various periodical and monthly faunistic surveys, *P. m. mimus* were collected from 1976 to 1980 in Jodhpur (26° 18′ N; 73° 01′ E) and Pali (25° 50′ N; 73° 20′ E), two districts of western Rajasthan. Soon after collection, bats were sexed and dissected. Ovaries and uterine horns of both sides were examined under binocular microscope for the number of corpora lutea and implanted embryos respectively. For detection of lactation, the teats in females were examined. In males, epididymal smears were investigated for the presence of sperms. Data thus obtained during several visits in five years, was compiled monthwise to find out year round fluctuations in the reproductive pattern of this species.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4804-0211 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 211–217

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Results

Female fertility

Pregnant females were collected during all the months of the year from January to December and the prevalence of pregnancy ranged from 0.08 (in November) to 0.85 (in August) the average being 0.45 on an annual basis (Table 1). Two peaks of reproduction activity were observed, one in spring season, February–March and another in post rainy months, July–August (see Fig.).

Table 1

Monthwise break up of the collection of adult females and prevalence of pregnancy during various months

Months	Adult females Pregnant	Lactating	Nonpregnant	Total	Prevalence of pregnancy
January	8	3	14	25	0.3
February	15	4	6	25	0.6
March	14	6	–	20	0.7
April	8	11	1	20	0.4
May	6	9	3	18	0.3
June	10	5	6	21	0.5
July	17	5	1	23	0.7
August	17	3	–	20	0.9
September	10	8	1	19	0.5
October	6	9	4	19	0.3
November	2	7	15	24	0.1
December	2	5	13	19	0.1

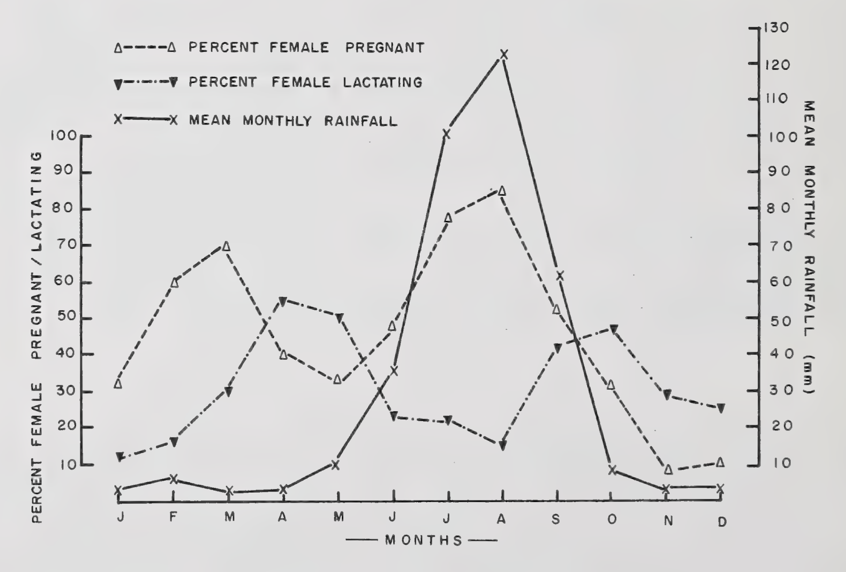


Fig. The reproductive intensity of female *P. m. mimus* in relation to the mean monthly rainfall in the Indian desert

Production of ova

As evidenced from counting of corpora lutea in ovaries of freshly killed pregnant females, the production of ova ranged from 2.0 to 2.3 per pregnant female, average being 2.15 (Table 2).

Table 2

Preimplantation losses in *P. mimus mimus*

Months	Total embryos	Total corpora lutea	Preimplantation loss	Percent
January	16	17	1	5.9
February	31	33	2	6.1
March	28	29	1	3.4
April	15	17	2	11.8
May	12	12	–	0.0
June	20	23	3	13.0
July	34	38	4	10.5
August	32	37	5	13.5
September	21	22	1	4.5
October	12	12	–	0.0
November	4	4	–	0.0
December	4	4	–	0.0
Total	229	248	19	7.7

Litter size

With an average of 2.0, the number of implanted embryos varies from 1.9 to 2.1 per female (Table 3). The highest frequency of litter having three implanted embryos, was observed in February, May, July and September in case of one female specimen in each month. While the lowest number, one, was witnessed in summer months (April and May) and then monsoon months (July and August). However, on an annual basis, left and right uterine horns had about equal numbers of implanted embryos, but the number of corpora lutea was greater in the left ovary than in the right one.

Table 3

Monthwise average number of embryos per pregnant female in *P. mimus mimus*

Months	Total number of embryos	Average number of embryos per pregnant female
January	16	2.0
February	31	2.1
March	28	2.0
April	15	1.9
May	12	2.0
June	20	2.0
July	34	2.0
August	32	1.9
September	21	2.1
October	12	2.0
November	4	2.0
December	4	2.0

Embryonic mortality

Preimplantation losses were determined by comparing numbers of implanted embryos and the number of corpora lutea visible in ovaries under biocular microscope following Rana and Prakash (1979). The pre-implantation mortality ranged from 0.0 to 13.5 the average being 5.7 per month (Table 2). The intensity of loss in left uterine horn was more than double of the right one. Maximum pre-implantation percent loss was observed in August. In all the 115 pregnant females, there was no post implantation losses as evidenced by absence of embryos in mummified stage.

Superfoetation

In March and then in September, as evidenced from relative sizes, the foetuses of different ages were encountered in the two uterine horns of one female in both months with sizes ranging from 1.5 mm to 6 mm suggesting a case of superfoetation.

Male fecundity

As determined by the presence of sperms in the epididymis, the adult male individuals of *P. m. mimus* remain fecund throughout the year, though at a lower rate of only 30 to 40 percent during winter months of December and January. This perhaps may be due to conservation of sperms in winter months.

Sex ratios

The bats were sampled through removal method (Tuttle 1974) in all months of the year. There was about equal proportion of male: female in the subadult stage of *P. mimus* populations but it titled in favour of females (67.7 percent) in the adult stage (Table 4) as also observed by Gopalakrishna et al. (1975) in Central India with adult sex ratio being 64.6 : 35.4 (♀ : ♂).

Table 4

Monthly variations in sex ratios of adults and subadults of *P. mimus*

Months	Adults			Subadults		
	Females	Males	Males %	Females	Males	Males %
January	25	13	34.2	2	2	50.0
February	25	14	35.9	6	6	50.0
March	20	9	31.0	6	7	53.8
April	20	10	33.3	10	9	47.3
May	18	7	28.0	7	7	50.0
June	21	8	27.6	4	4	50.0
July	23	8	25.8	4	3	42.8
August	20	10	33.3	14	12	46.1
September	19	10	34.5	9	9	50.0
October	19	9	32.1	4	6	60.0
November	24	12	33.3	4	2	33.3
December	20	11	35.5	1	1	50.0

Recruitment of subadults

Two peaks were observed one from February to May and another from August to September concerning the percentual recruitment of subadults in the free-living population of *P. minus* (Table 5). The first peak coincides with a peak in percent population of lactating females (Fig.). Among subadults, there was predominance of females (57 %) in the attached young ones, while males were captured in relatively high preponderance (55 %) among free newly weaned subadult individuals (Table 6). Exept in January and December, young ones attached to breasts of females; were collected in all months, whereas, free living subadults occurred in all months though in lower densities in January, July and December. The sexual maturity is attained when the animal weighs 2.0 grams or above in both sexes. After birth, the subadult stage continues per 30–40 days, after which the bat becomes adult and sexually mature.

Table 5

Monthwise percent recruitment of subadults in entire population of *P. mimus*

Months	Adults*	Subadults**	Total	Recruitment of subadults %
January	38	4	42	9.5
February	39	12	51	23.5
March	29	13	42	30.9
April	30	19	49	38.7
May	25	14	39	35.7
June	29	8	37	21.6
July	31	7	38	18.4
August	30	26	56	46.4
September	29	18	47	38.3
October	28	10	38	26.3
November	36	6	42	14.3
December	31	2	33	6.0

* Body weight 2.0 g and above; ** Body weight 0.5–1.9 g (up to 30 to 40 days after birth).

Table 6

Attached and free subadults in the population of *P. mimus* during various months

Months	Subadults Attached ♂	Subadults Attached ♀	Subadults Free ♂	Subadults Free ♀
January	–	–	2	2
February	4	4	2	2
March	4	4	3	2
April	3	6	6	4
May	5	4	2	3
June	–	3	4	1
July	2	3	1	1
August	8	10	4	4
September	1	2	8	7
October	3	2	3	2
November	–	2	2	2
December	–	–	1	1
Total	30	40	38	31

Discussion

The Pygmy pipistrelle, *Pipistrellus m. mimus* differs from most of the Indian species of bats like *Megaderma lyra* (Ramaswamy 1961) and *Scotophilus wroughtoni* (Gopalakrishna 1947) which have a sharply restricted annual reproductive cycle. However, it resembles the Indian emballonurid bat, *Taphozous longimanus* (Gopalakrishna 1955) and Dormer's bat, *Pipistrellus dormeri* (Madhavan 1978) in having an unrestricted breeding season. In contrast to two peaks of the reproductive activity (May–June and then September–October) obtained in case of *P. mimus* inhabiting Nanded (19° 2′ N; 73° 3′ E) in Central Indian (Gopalakrishna et al. 1975) the populations inhabiting the Indian desert had two peaks in spring (February–March) and then in monsoon months (July–August), with peak values of 70 and 85 percent respectively (Fig.).

The first (February–March) as well as the second (July–August) peaks in the reproduction of *P. mimus* are regulated by abundance of insects in the Indian desert during these periods, coinciding with maturity of winter crop and post rainy months respectively. Termites constitute major component of diet of *P. mimus* (Advani 1981a) which contain 42 percent of protein in their bodies (Phelps et al. 1975), enough for supporting gestation and lactation in mammals (Richardson et al. 1964). At Nanded (Central India) peaks in reproduction were observed in May–June and then September–October, before and after the period of maximum rainfall (1000 mm) respectively. In Calcutta (North-eastern India) two sucklings were found attached to female of *P. mimus* (Sinha 1970), whereas, in Ceylon (Phillips 1922) female carried young ones in March, May and December.

Concerning the reproductive features of desert mammals, Bodenheimer (1957) has mentioned that the littering season in mammals of Saharo-Sindian region is late winter. However, *P. mimus,* though found in Saharo-Rajasthani desert, did not confirm this hypothesis, as it breeds throughout the year, with the reduction in reproductive activity in severe winter months of December and January. Whereas, its reproductive biology is in confirmation with that of predominant group of Tharian mammals, the rodents, among which two peaks in breeding activity have been observed in the spring and then the rainy season (Prakash 1971). However, the reproductive pattern of *P. mimus* differs from the predominant insectivorous species of western Rajasthan, the House shrew, *Suncus murinus sindensis* which has a restricted littering activity of seven months from March to September (Rana and Prakash 1979) and has resultant a larger litter size (avg. 4.7) in comparison to *P. mimus,* perhaps to compensate loss in annual productivity, as shrews are reproductively inactive from October to February.

Acknowledgements

Author is grateful to Late Dr. S. C. Makwana for helping in field collection, and to Professor Dr. Ishwar Prakash, Principal Animal Ecologist, Central Arid Zone Research Institute for providing incentive to select problem on Ecology of Bats for doctoral thesis.

Zusammenfassung

Zur Fortpflanzungsbiologie von Pipistrellus mimus mimus (Wroughton) in der indischen Wüste

Die Forpflanzungsbiologie von *Pipistrellus mimus mimus* (Wroughton) wurde im westlichen Rajasthan (Indien) untersucht. Die Männchen sind während des ganzen Jahres fortpflanzungsfähig, und Geburten werden während aller 12 Monate des Jahres verzeichnet. Im Jahresverlauf sind zwischen 8,3 % (November) und 85,0 % der Weibchen trächtig. Die Wurfgröße liegt zwischen einem und drei Jungen, im Mittel bei 2,2. Verluste vor der Implantation betrugen durchschnittlich 5,7 %. Regenfälle beeinflussen die Fledermaus-Population dadurch, daß sie sich auf die Insektendichte und -artenzahl auswirken. Die Fortpflanzungsbiologie von *Pipistrellus mimus* aus Rajasthan wird mit den entsprechenden Verhältnissen dieser Art in Nanded (Zentralindien), Kalkutta und Ceylon sowie mit anderen Säugern der indischen Wüste verglichen.

References

Advani, R. (1981a): Some observations on the feeding behaviour of the Indian Pygmy Pipistrelle, *Pipistrellus mimus mimus* (Mammalia: Chiroptera : Vespertilionidae) in Rajasthan Desert. Säugetierkdl. Mitt. **29**, 10–12.

— (1981b): Seasonal fluctuations in the feeding ecology of the Indian false vampire, *Megaderma lyra lyra* (Chiroptera: Megadermatidae) in Rajasthan. Z. Säugetierkunde **46**, 90–93.

Advani, R.; Vazirani, T. G. (1981): Studies on ectoparasites of bats of Rajasthan and Gujarat. Rec. Zool. Surv. India, Occasional Paper No. **22**, 1–155.

Bodenheimer, F. S. (1957): The ecology of mammals in arid zones. In: Human and Animal Ecology. Review of Research UNESCO, Paris, 100–137.

Gopalakrishna, A. (1947): Studies on embryology of Microchiroptera Part I – Reproduction and breeding season in the South Indian Vespertilionid bat, *Scotophilus wroughtoni* (Thomas). Proc. Ind. Acad. Sci. **26**, 219–232.

— (1955): Observations on the breeding habits and ovarian cycle in the Indian sheath tailed bat, *Taphozous longimanus* (Hardwicke). Proc. Nat. Inst. Sci. India **21**, 29–41.
Gopalakrishna, A.; Thakur, R. S.; Madhavan, A. (1975): Breeding Biology of the Southern dwarf pipistrelle, *Pipistrellus mimus mimus* (Wroughton) from Maharashtra, India. Dr. B. S. Chauhan Commemoration Vol., 225–240.
Madhavan, A. (1978): Breeding habits and associated phenomena in some Indian bats. Part V – *Pipistrellus dormeri* (Dobson) – Vespertilionidae. J. Bombay nat. Hist. Soc. **75**, 426–433.
Phelps, R. J.; Struthers, J. K.; Moyo, S. J. L. (1975): Investigations into the nutritive value of *Microtermes falciger* (Isoptera: Termitidae). Zool. Afr. **10**, 123–132.
Phillips, W. W. A. (1922): Notes on the habits of some Ceylon Bats. J. Bombay nat. Hist. Soc. **28**, 448–452.
Prakash, I. (1971): Breeding season and litter size of Indian desert rodents. Z. angew. Zool. **58**, 441–454.
Ramaswamy, K. R. (1961): Studies on the sex cycle of the Indian Vampire bat, *Megaderma lyra lyra* (Geoffroy). Proc. Nat. Inst. Sci. India **27**, 287–307.
Rana, B. D.; Prakash, I. (1979): Reproductive biology and population structure of the house shrew, *Suncus murinus sindensis* in Western Rajasthan. Z. Säugetierkunde **44**, 333–343.
Richardson, L. R.; Codwin, J.; Canman, M. (1964): Reproductive performance of rats receiving various levels of dietary proteins and fats. J. Nutr. **82**, 257–263.
Sinha, Y. P. (1970): Taxonomic notes on some Indian bats. Mammalia **34**, 81–92.
Sinha, Y. P.; Advani, R. (1976): Notes on food and reproduction of some Rajasthan bats. Geobios **3**, 37–40.
Tuttle, M. D. (1974): Bat trapping: results and suggestions. Bat Res. News, **15**, 4–7.

Author's address: Dr. R. Advani, Rodent Ecologist, Rodent Research and Control centre, C.P.C.R.I., Kasaragod-670124, Kerala, India

Respiratory frequency, total evaporative water loss and heart rate in the Kinkajou (*Potos flavus* Schreber)[1]

By E. F. Müller and H. Rost

Institut Biologie III der Universität Tübingen, Abt. Physiologische Ökologie

Receipt of Ms. 10. 12. 1982

Abstract

Studied heart rate, respiratory frequency and total evaporative water loss in kinkajous *(Potos flavus)*. Mean rectal temperature could be regulated within 35.8–37.3 °C at ambient temperatures from 10–33 °C; when exposed to 35 °C it rose to 38.6 °C. Oxygen consumption was lowest between 23–33 °C (basal metabolic rate 0.34 ml O_2/g·h); this is only 71 % of the expected mass-specific value. At ambient temperatures below the thermoneutral zone O_2-uptake increased following the regression line: Y (ml O_2/g·h) = 0.698 – 0.015 T_a (°C). Mean resting heart rate was lowest between 23–28 °C with about 78 beats/min; a minimal rate was measured at 23 °C with 68 beats/min. The mean oxygen pulse was at 170–182 µl/beat at temperatures from 28–35 °C; it rose to 245 µl/beat at T_a = 10 °C. Mean breathing rates during sleep were at 12 breaths/min when exposed to temperatures from 23–30 °C. Lower temperatures led to a slight increase only. At T_a = 33 °C respiratory frequency rose to 29–80 breaths/min and at 35 °C panting started when the rectal temperature had reached a threshold value between 37.5–38.1 °C. Maximal panting rates were at 480 breaths/min. Between 10–25 °C mean total evaporative water loss was at 0.37–0.46 ml/kg·h. During continuous panting it increased to about 1.5 ml/kg·h. However, heat dissipation through evaporative pathways was low: At T_a = 33 °C only about 30 % of the endogenous heat production were dissipated by evaporation and this ratio even diminished during panting due to the simultaneous increase of oxygen uptake.

[1] This work was partly supported by a grant from the DFG (Mu 490/1).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4804-0217 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 217–226

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Introduction

The mainly frugivorous kinkajous are strictly nocturnal members of the family Procyonidae. They live in rain forests from Southern Mexico to Brazil, where they belong to the fauna of the middle-jungle (Poglayen-Neuwall 1962). In this zone, at a height of 5–25 m, the air temperature is usually at about 25 °C and increases to above 30 °C only in direct sunshine (Allee 1926).

In a previous study it could be shown that kinkajous have a low basal metabolic rate, only about 65–70 % of the mass-specific value (Müller and Kulzer 1977). The reduced basal heat production can be regarded as an energy saving adaptation favoured by the stable climatic conditions. Additionally, McNab (1978) pointed to the possible influence of arboreal and frugivorous-omnivorous habits on the basal metabolism of mammals.

It was the aim of this study to find out if the relatively small climatic variations in the environment of the kinkajous have also affected their thermoregulatory abilities. For this purpose we measured heart rate, total evaporative water loss and respiratory frequency at ambient temperatures from 10–35 °C. In addition we tested the effects of different relative humidities in the surrounding air on these parameters.

Materials and methods

For the experiments we used a couple of kinkajous which had been purchased in Columbia in 1975. Since that time the animals have been kept in our laboratory in a wire cage (180 × 130 × 180 cm); they were exposed to a L:D-cycle of 12:12, with the D-phase from 19–7 hr. Before and during the investigations the kinkajous were acclimated to a room temperature of 25 ± 1 °C and a relative humidity of 60 ± 10 %. Food consisted mainly of bananas, apples, carrots, lettuce and chickens; twice a week a pap of gruel, eggs, bananas and honey was given, which had been vitaminized with Protovita. Drinking water was always available. The mean body mass of the animals during the investigations was 2400 g in the male and 2800 g in the female.

Exposure to the various ambient temperatures (T_a) usually lasted 5–6 hours; at $T_a = 35$ °C, however, the experiments were stopped after 2–4 hours, depending on the state of excitement of the kinkajous. All measurements were done during the resting period from 9–16 hr. With the exception of high ambient temperatures the fasting animals quickly fell asleep after having been placed in the respiration box (perspex; dimensions 33 × 39 × 32 cm). The box stood in a temperature controlled cabinet (Ehret), where ambient temperature could be regulated to ± 1 °C. A schematic drawing of the experimental arrangement is given in Figure 1.

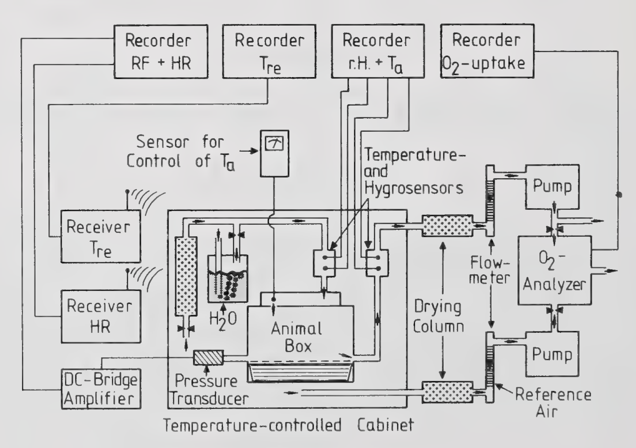


Fig. 1. Schematic drawing of the experimental arrangement. Faeces and urine were caught under paraffin oil. Arrows indicate direction of air flow

Oxygen consumption was measured in an open system with a Beckman G2 oxygen analyzer. Air was drawn through the respiratory box at constant rates from 100–341 l/h (STPD); the air flow was continuously controlled with a flowmeter (ROTA). Oxygen uptake was calculated as mean value after an equilibration time of 1–2 hours; all gas volumes are corrected to STPD.

Rectal temperatures (T_r) were determined after the end of each experiment at a depth of 8 cm with a thermistor (Testotherm digital 2500; accuracy ± 0.1 °C). During several experiments at high ambient temperatures, T_{re} was also monitored continuously with a temperature transmitter which had been inserted into the rectum.

Heart rates were measured by telemetry as described elsewhere (Müller et al. 1979).

Total evaporative water losses were determined by use of two hygrosensors which measured the relative humidity of the air entering and leaving the animal box; the method has been described earlier (Müller and Jaksche 1980). Different relative humidities of the air entering the animal box were produced by mixing pre-dried air with air saturated with water vapour. Respiratory frequencies were measured by whole body plethysmography using a pressure transducer (Statham Lab., P23BB; range 0–50 mm Hg).

Results

Rectal temperature (T_{re})

The mean rectal temperatures at the end of the experimental runs varied from 35.8 °C (T_a = 10 °C) to 38.6 °C (T_a = 35 °C) (Fig. 2). At ambient temperatures from 10–25 °C T_{re} was usually lower in the male.

Recording T_{re} by telemetry revealed that at T_a = 35 °C T_{re} rose steadily within the first two hours to about 38 °C. If the kinkajous remained quiet the rise of T_{re} then gradually attenuated. In most cases, however, the animals became restless and T_{re} quickly increased to above 39 °C. Then the experiments were stopped to spare the animals.

Oxygen consumption ($\dot{V}O_2$)

Oxygen consumption was lowest at ambient temperatures from 23–33 °C (Fig. 3). Within this thermoneutral zone (TNZ) the mean basal metabolic rate (BMR) was 0.34 ml O_2/g·h, only 71 % of the mass-specific value calculated after the formula given by Kleiber (1961).

Below T_a = 23 °C the oxygen uptake increased following the regression line: Y (ml O_2/g·h) = 0.698 − 0.015T_a (°C) (r = − 0.84); the increase was steeper in the male.

The minimal thermal conductance, as indicated by the slope of the regression line, was about 20 % below the expected value (as calculated after the formula of Herreid and Kessel 1967). However, if corrected for changes in body temperature the overall conductance was about 25 % higher than expected at T_a = 23 °C, but decreased to the expected mass-specific level at T_a = 10 °C (Table 1).

Table 1

Dry thermal conductance $\left[C\ (ml\ O_2/g \cdot h \cdot {}^\circ C) = \frac{\dot{V}O_2 - E^*}{T_{re} - T_a}\right]$ at ambient temperatures from 23–10 °C

Figures in parentheses represent the relation of measured values to expected values after the formula of Herreid and Kessel (1967)

T_a	(°C)	23	20	15	10
	♂	0,024 (1,2)	0,024 (1,21)	0,022 (1,1)	0,021 (1,05)
C	♀	0,024 (1,3)	0,025 (1,38)	0,022 (1,19)	0,019 (1,03)
	♂ + ♀	0,024 (1,25)	0,025 (1,31)	0,022 (1,14)	0,019 (1,03)

* E = evaporative heat loss

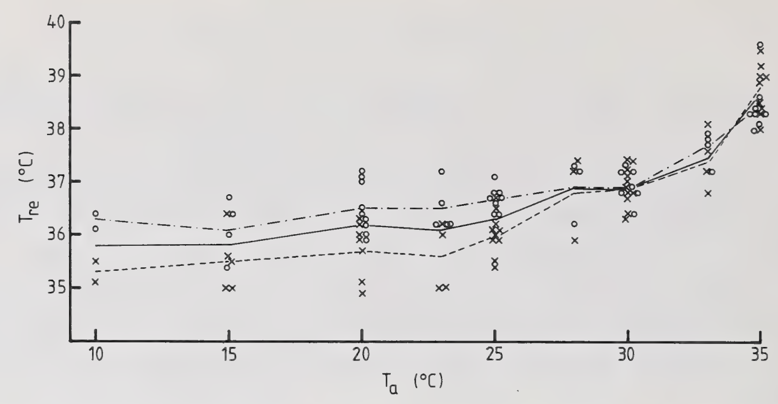


Fig. 2. Rectal temperatures after exposure to the various ambient temperatures. o = female; x = male; -·-·-· = mean values female; ---- = mean values male; — = mean values of both animals

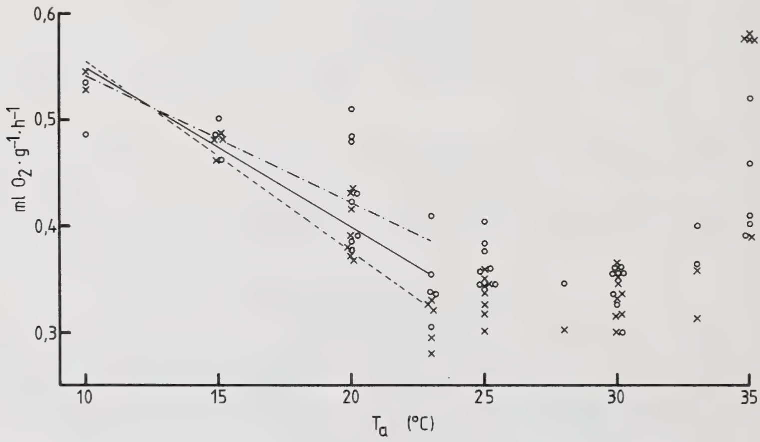


Fig. 3. Oxygen consumption during exposure to ambient temperatures from 10–35 °C. Indicated are also the regression lines below the thermoneutral zone. Same symbols as in Fig. 2

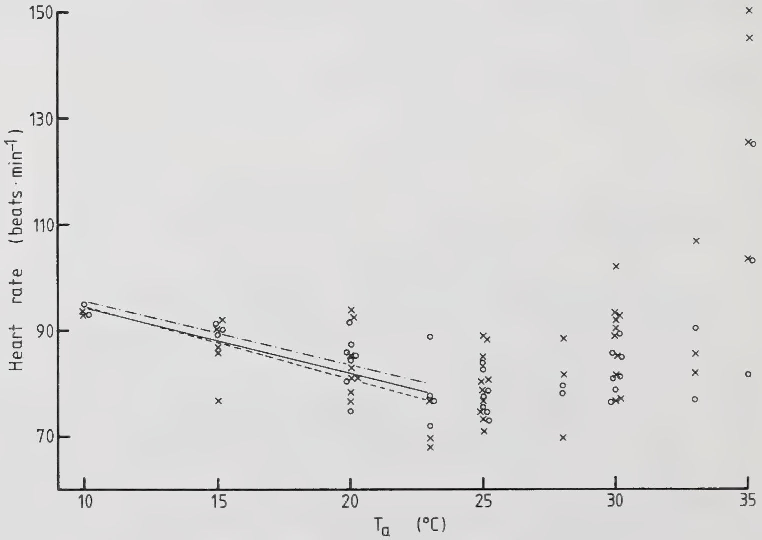


Fig. 4. Mean heart rates and regression lines at temperatures below the TNZ. Same symbols as in Fig. 2

Heart rate (HR) and oxygen pulse

Lowest mean heart rates were found at ambient temperatures from 23–28 °C with 75.5–79.4 beats/min (Fig. 4). If compared to the mass-specific value after the formula given by WANG and HUDSON (1971) this is only 66–70 % of the expected rate. During single experiments mean HR was lowest at $T_a = 23$ °C with 68 beats/min in the male.

Below the thermoneutral zone HR increased following the regression line: HR (beats/min) = 107 − 1.25T_a (°C) (r = − 0.68). At high ambient temperatures mean HR gradually rose to 88 beats/min at $T_a = 33$ °C. At $T_a = 35$ °C HR largely depended on the state of the kinkajous: As long as the animals remained quiet HR was around 100 beats/min; however, when the animals got excited it increased to 130–150 beats/min.

In resting animals the mean oxygen transport per heart beat (= oxygen pulse) was lowest at temperatures from 28–35 °C with 170–182 µl/beat (Fig. 5). At $T_a = 10$ °C the oxygen pulse rose to 245 µl/beat. Oxygen transport per heart beat was markedly lower in the male over the whole range of tested ambient temperatures.

Respiratory frequency (RF)

At ambient temperatures from 23–30 °C the mean respiratory frequency varied from 11.7–12.8 breaths/min (Fig. 6). At lower T_a's it rose only slightly (to 15.7 breaths/min at $T_a = 10$ °C). At the upper end of the TNZ ($T_a = 33$ °C) the mean RF was 29 breaths/min; in a few cases it increased to about 60–80 breaths/min. At $T_a = 35$ °C RF gradually rose to 100–130 breaths/min within the first two hours of exposure. Thereafter it could remain within this range as long as the kinkajous were quiet. However, when the animals got excited, mean RF rose to above 200 breaths/min; maximal rates were found with 480 breaths/min. During heavy panting the mouth was opened, but the tongue was only slightly put out. Condensed water gathered around the nostrils and was licked up from time to time.

The simultaneous registration of breathing rates and rectal temperature by telemetry revealed that panting started when T_{re} had reached 37.5–38.1 °C; in the female this threshold temperature was slightly lower than in the male.

Total evaporative water loss (TEWL)

At ambient temperatures from 10–25 °C mean TEWL was 0.37–0.46 ml H_2O/kg·h (Fig. 7). It rose to 0.84 and 0.95 ml H_2O/kg·h at $T_2 = 33$ °C and $T_a = 35$ °C, respectively. During continuous panting the evaporation further increased to about 1.5 ml H_2O/kg·h.

At $T_a = 33$ °C the dissipation of heat through evaporation amounted to about 30 % of the endogenous heat production (Fig. 8). The increased evaporation during panting at $T_a = 35$ °C did not improve this ratio due to the simultaneous rise of the oxygen uptake which led to an increased metabolic heat production.

Effects of different relative humidities (r.h.)

To find out about the effects of different water contents in the air entering the animal box, the kinkajous were exposed to relative humidities of 30 and 50 %, respectively, at ambient temperatures from 20–35 °C. Between 20–30 °C the different water content of the ingoing air did not markedly affect the measured parameters (Table 2). At $T_a = 35$ °C, however, the kinkajous showed signs of heat stress much earlier at r.h. = 50 %; heart rate and respiratory frequency were considerably higher than at r.h. = 30 %. Despite the increased breathing rate the dissipation of heat through evaporation was less at r.h. = 50 %, probably due to the higher water vapour pressure of the surrounding air. The effects were more pronounced in the male.

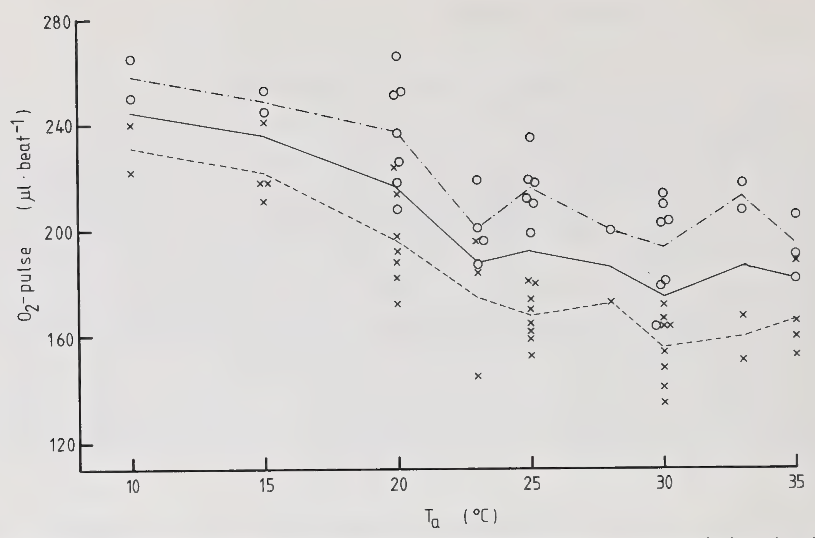


Fig. 5. Oxygen pulse during exposure to various ambient temperatures. Same symbols as in Fig. 2

Fig. 6. Mean respiratory frequencies at ambient temperatures from 10–35 °C. Inserted are original registrations of respiration (upper curve) and heart rate (lower curve) at 20, 25 and 35 °C, showing respiratory arrhythmia of the heart beat pattern at 20 and 25 °C. Note that the ordinate scale is changed above 100 breaths/min. Same symbols as in Fig. 2

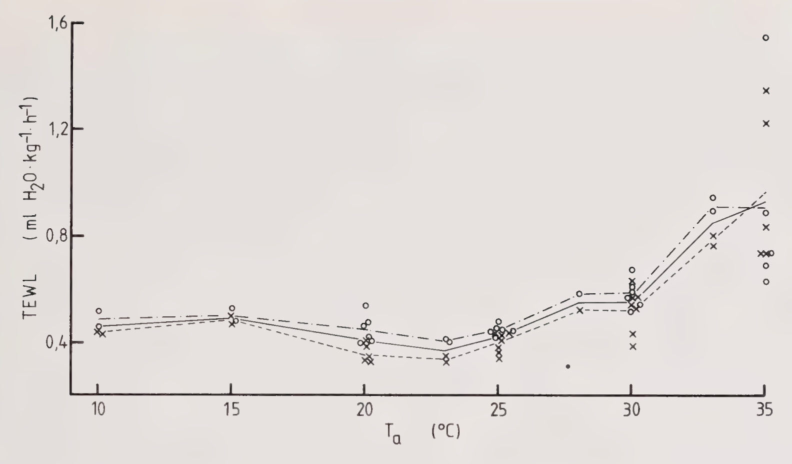


Fig. 7. Total evaporative water loss at ambient temperatures from 10–35 °C. Same symbols as in Fig. 2

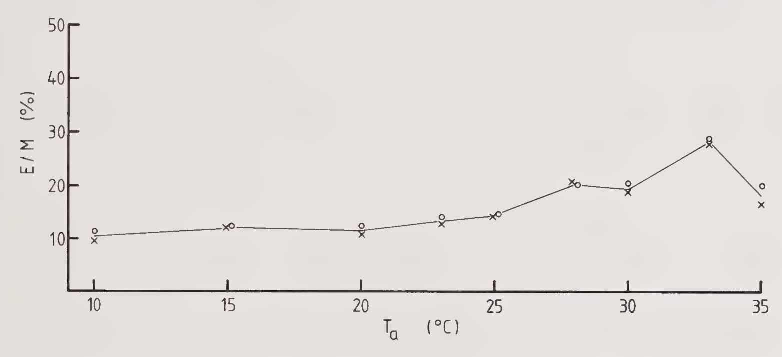


Fig. 8. Ratio of heat dissipation through evaporative pathways (E) to metabolic heat production (M). Same symbols as in Fig. 2

Table 2

Effects of different relative humidities in the air entering the animal box on rectal temperature (T_{re}), oxygen consumption ($\dot{V}O_2$), total evaporative water loss (TEWL), heart rate (HR) and respiratory frequency (RF) at ambient temperatures (T_a) from 20–35 °C

Mean values from two experiments with each animal at any temperature/humidity combination

T_a (°C)	r. h. (%)	T_{re} (°C)	$\dot{V}O_2$ (ml/g · h)	TEWL (ml H_2O/kg · h)	HR (min^{-1})	RF (min^{-1})
20	30	36,5	0,466	0,432	84,9	14,7
	50	36,2	0,406	0,378	89,7	13,2
25	30	36,4	0,347	0,424	81,5	10,8
	50	36,5	0,359	0,4	83,8	12,6
30	30	37,2	0,357	0,557	84,3	12
	50	36,9	0,346	0,463	88,8	13,5
35	30	38,6	0,453	0,887	92,4	144,5
	50	38,7	0,492	0,714	125,3	256,6

Discussion

Our results on the regulation of body temperature and oxygen consumption of kinkajous confirm previous reports that the basal metabolic rate in this species is reduced to 65–70 % of the mass-specific value (Müller and Kulzer 1977; McNab 1978). When exposed to ambient temperatures from 10–33 °C the rectal temperature is regulated within 35–38 °C. At $T_a = 35$ °C, however, the kinkajous often get excited, although not yet being in a true hyperthermic state: In most cases, when the experiments had to be stopped, T_{re} was below 39 °C, which is still within the normal range of body temperature during the nocturnal activity (Müller and Kulzer 1977).

The closely related coatis *(Nasua nasua)* endure heat-exposure much better: In this species T_{re} usually did not exceed 38 °C after 5–6 hours at $T_a = 35$ °C (Chevillard-Hugot et al. 1980). In one coati T_{re} had risen to 39 °C only after 5 hours at $T_a = 37$ °C; however, measuring of T_{re} by telemetry revealed a slow but steady rise of the body temperature. It can be supposed that the greater heat tolerance of the coatis is an adaptation to their daily mode of life by which they are regularly exposed to direct sunshine.

Within the thermoneutral zone the mean basal heart rate of the kinkajous was found to be slightly higher than that of coatis (75–80 beats/min vs 67.5–72.5 beats/min). On a mass-specific basis this is in both species only 66–70 % of the expected rate (calculated after the formula of Wang and Hudson 1971). The reduction of the basal metabolic rate, however, is more pronounced in the coatis: 60 % vs 70 % of the theoretical value in the kinkajous (Chevillard-Hugot et al. 1980; this study). In the kinkajous the oxygen pulse within the TNZ is smaller than in the coatis (175 vs 245 µl/beat); a direct comparison of the two procyonid species is difficult because of their different body size. An allometric equation relating oxygen pulse to body size has not yet been developed. If compared to other mammals it seems that the oxygen pulse of the kinkajous is relatively high: In springhares *(Pedetes capensis)*, for example, which are only slightly smaller and have a similarly reduced BMR, the oxygen pulse at thermoneutrality was measured with 140 µl/beat (Müller et al. 1979). However, it is unclear why the lively coatis should have a relatively smaller capacity for oxygen transport in blood than kinkajous.

Up to now only few investigations have dealt with respiratory frequencies of mammals during sleep. Most values cited in the literature were recorded from quiet but awake animals. The allometric equation for a mass-specific breathing rate given by Stahl (1967) is probably also largely based upon such data. Following this equation the kinkajous should have a mean resting breathing rate of almost 42 breaths/min. In our experiments we found a mean of only about 12 breaths/min during sleep and at thermoneutrality. Krumbiegel (1953) reports a much higher breathing rate in this species: 47 breaths/min. The only slight rise of the respiratory frequency in a cold environment (to 15.7 breaths/min at $T_a = 10$ °C) suggests that the higher oxygen uptake was mainly achieved by increasing the tidal volume.

At ambient temperatures above 30 °C the kinkajous markedly accelerated their breathing rate. Panting, however, started only when the body temperature had reached a threshold value between 37.5–38.1 °C. Visual observation revealed that the first panting phase always coincided with an awaking of the animals. In the fennec, a desert-dwelling carnivore, Banholzer (1974) found panting threshold temperatures between 38.8–39.4 °C. Panting did not contribute to increase the ratio of dissipated heat versus endogenous heat production. Together with the acceleration of the breathing rate – and the thereby increased evaporation – the oxygen consumption of the kinkajous also rose markedly, thus leading to an unfavourable situation: If compared to $T_a = 33$ °C, where about 30 % of the metabolic heat production could be dissipated by evaporative means, at $T_a = 35$ °C this ratio was only about 20 %. The fennec is able to increase its heat loss by evaporation from about 35 % of the metabolic heat load at $T_a = 32$ °C to about 55 % (mean value) at $T_a = 38$ °C (Noll-Banholzer 1979).

It such seems that kinkajous, although being able to pant vigorously (with maximal frequencies up to 480 breaths/min), cannot increase evaporation as effectively as is known from other carnivores. The following points might be important in this regard: 1. Differently from other carnivores kinkajous open the mouth only slightly during panting and the tongue is hardly put out. 2. The shape of the tongue also differs from most other carnivores; it is very long and narrow, such presumably diminishing the effective surface area for evaporation. 3. If compared to fennecs, the body temperature as well as the threshold temperature at which panting starts is about 1.5 °C lower. This means that in kinkajous the exhaled air which passes the respiratory surfaces has a lower temperature than in fennecs and thus can absorb less water. 4. Possibly the panting frequency of kinkajous does not show the energetically favourable accordance with the resonant frequency of the respiratory system as was found e.g. in dogs and pigeons (Crawford 1962; Crawford and Kampe 1971). This might partly explain for the detrimental increase of the internal heat production during panting which exceeds the enhanced dissipation of heat.

From our results it can be concluded that kinkajous are well adapted to the rather stable temperature conditions in the middle-jungle of neotropical rain forests. Their abilities for physiological temperature regulation suffice to prevent hyperthermia as long as ambient temperatures do not exceed 33 °C, which is probably rarely the case. Sleeping in shaded places and the nocturnal activity help to avoid the adverse effects of direct sunshine. If T_a exceeds 33 °C and the body temperature rises, an alarming system with a rather low threshold temperature guarantees that the kinkajous wake up early enough to change to places with more favourable conditions. The ability, on the other hand, to dissipate heat through evaporative pathways is limited. This, however, seems to be reasonable as in their habitat the water vapour pressure of the air is usually high and would minimize the effectiveness of evaporative cooling.

Zusammenfassung

Atemfrequenz, pulmocutane Wasserabgabe und Herzfrequenz beim Wickelbären (Potos flavus Schreber)

Am Wickelbären wurden Herzfrequenz, Atemfrequenz und pulmocutane Wasserabgabe untersucht. Bei Umgebungstemperaturen von 10–33 °C konnte die Rektaltemperatur im Bereich 35,8–37,3 °C reguliert werden; bei 35 °C Umgebungstemperatur stieg sie auf 38,6 °C. Der Sauerstoffverbrauch war im Bereich von 23–33 °C am niedrigsten. Hier betrug der Basalstoffwechsel 0,34 ml O_2/g·h; das sind nur 71 % des gewichtsspezifischen Erwartungswertes. Bei Temperaturen unterhalb der thermischen Neutralzone erhöhte sich der O_2-Verbrauch nach der Regressionsgleichung: Y (ml O_2/g·h) = 0,698 – 0,015T_a (°C). Die mittlere Ruheherzfrequenz war am niedrigsten zwischen 23–28 °C mit 78 Schlägen/min; die niedrigsten Werte wurden bei 23 °C gemessen mit 68 Schlägen/min. Der mittlere Sauerstoffpuls lag bei Temperaturen von 28–35 °C bei 170–182 µl/Herzschlag; bei 10 °C stieg er auf 245 µl/Herzschlag. Zwischen 23–30 °C lag die mittlere Atemfrequenz während des Schlafes bei 12 Atemzügen/min. Niedrigere Temperaturen führten nur zu einem geringen Anstieg. Bei 33 °C erhöhte sich die Atemfrequenz auf 29–30 Atemzüge/min, und bei 35 °C setzte Hecheln ein, wenn die Rektaltemperatur einen Schwellenwert zwischen 37,5–38,1 °C erreicht hatte. Die maximale Hechelfrequenz betrug 480 Atemzüge/min. Die pulmocutane Wasserabgabe betrug 0,37–0,46 ml/kg·h bei Temperaturen von 10–25 °C. Während anhaltenden Hechelns stieg sie auf etwa 1,5 ml/kg · h. Die Wärmeabgabe durch Verdunstungskühlung war jedoch niedrig: Bei 33 °C wurden nur etwa 30 % der körpereigenen Wärmeproduktion durch Verdunstung abgegeben, und dieser Anteil wurde während des Hechelns noch geringer, da gleichzeitig der Sauerstoffverbrauch deutlich anstieg.

References

Allee, W. C. (1926): Measurement of environmental factors in the rain-forest of Panama. Ecology 7, 273–302.

Banholzer, U. (1974): Verhalten und Temperaturregulation beim Wüstenfuchs, *Fennecus zerda* (Zimm., 1780). Staatsexamensarbeit, Tübingen.

Chevillard-Hugot, M.-C.; Müller, E. F.; Kulzer, E. (1980): Oxygen consumption, body temperature and heart rate in the Coati *(Nasua nasua)*. Comp. Biochem. Physiol. **65A,** 305–309.
Crawford, E. C. (1962): Mechanical aspects of panting in dogs. J. appl. Physiol. **17,** 249–251.
Crawford, E. C.; Kampe, G. (1971): Resonant panting in pigeons. Comp. Biochem. Physiol. **40A,** 549–552.
Herreid, C. B.; Kessel, B. (1967): The thermal conductance in birds and mammals. Comp. Biochem. Physiol. **21,** 405–414.
Krumbiegel, I. (1953): Biologie der Säugetiere, Vol. 1 Krefeld: Agis.
McNab, B. K. (1978): The comparative energetics of neotropical marsupials. J. Comp. Physiol. **125,** 115–128.
Müller, E. F.; Jaksche, H. (1980): Thermoregulation, oxygen consumption, heart rate and evaporative water loss in the thick-tailed bushbaby (*Galago crassicaudatus* Geoffroy, 1812). Z. Säugetierkunde, **45,** 269–278.
Müller, E. F.; Kamau, J. M. Z.; Maloiy, G. M. O. (1979): O_2-uptake, thermoregulation and heart rate in the Springhare *(Pedetes capensis)*. J. Comp. Physiol. **133,** 187–191.
Müller, E. F.; Kulzer, E. (1977): Body temperature and oxygen uptake in the kinkajou (*Potos flavus* Schreber), a nocturnal tropical carnivore. Archs int. Physiol. Biochem. **86,** 153–163.
Noll-Banholzer, U. (1979): Body temperature, oxygen consumption, evaporative water loss and heart rate in the fennec. Comp. Biochem. Physiol. **62A,** 585–592.
Poglayen-Neuwall, J. (1962): Beiträge zu einem Ethogramm des Wickelbären (*Potos flavus* Schreber). Z. Säugetierkunde **27,** 1–44.
Stahl, W. R. (1967): Scaling respiratory variables in mammals. J. appl. Physiol. **22,** 453–460.
Wang, L. C.-H.; Hudson, J. W. (1971): Temperature regulation in normothermic and hibernating Eastern chipmunk, *Tamias striatus*. Comp. Biochem. Physiol. **38A,** 59–90.

Authors' address: Dr. E. Müller and H. Rost, Institut Biologie III der Universität Tübingen, Abt. Physiologische Ökologie, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen, FRG

Age determination, reproduction, and mortality of the Gray fox *(Urocyon cinereoargenteus)* in Maryland, U.S.A.[1]

R. A. Wigal and J. A. Chapman

Appalachian Environmental Laboratory, Center for Environmental and Estuarine Studies, University of Maryland

Receipt of Ms. 25. 10. 1982

Abstract

Four techniques for determining age were investigated for 143 gray foxes *(Urocyon cinereoargenteus)* collected in Maryland, 1976–1979: 1. counts of cementum layers in the teeth, 2. epiphyseal closure of the humerus, 3. eye lens weights and 4. baculum length and weight. Age distribution analyses indicated a balanced age structure. The juvenile segment of the population exceeded 50 % in each of the three seasons studied. The overall sex ratio for Maryland gray foxes was 123.4 males per 100 females. Mean testis weights and spermatogenic activity suggested that adult male gray foxes become fertile sooner than juveniles entering their first mating season. The onset of estrus in female gray foxes from Maryland appeared to occur in early February. Mean litter size, estimated from placental scar counts, was 4.42 (range 3–5) pups per year. The prenatal mortality rate was estimated to be 39 % and the implantation rate of ova was 88 %. The proportion of barren females was 45 %.

[1] Contribution Number 1400-AEL, University of Maryland, Center for Environmental and Estuarine Studies.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4804-0226 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 226–245

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Introduction

Historically there has been a great deal of interest in foxes in North America and Europe. The red fox *(Vulpes vulpes)* has received considerable attention from wildlife researchers, which has seemingly resulted from conflicting views regarding its intrinsic value. Some view the red fox as a disease-spreading predator, while others view it as a valuable furbearer, and a great sporting animal.

The gray fox *(Urocyon cinereoargenteus)*, on the other hand, is of less coursing value and until recently of much lower fur value than the red fox. Its role as a predator has been considered to be less significant. Nevertheless, the gray fox has almost always been included in red fox management policies as these species are sympatric throughout much of North America and capture techniques are essentially the same for both species.

During the past decade, the North American furbearer harvest has escalated in response to increasing consumer demand and higher pelt prices (Samuel and Nelson 1982). The increased demand on the gray fox population has resulted in the need for a more comprehensive understanding of the ecology of this species and the effects of the present harvesting regimes.

Study area

This study was conducted in the Appalachian and Piedmont Plateau Provinces of western Maryland (Fig. 1). These two provinces are described by Miller (1967) and Brush et al. (1977) as follows:

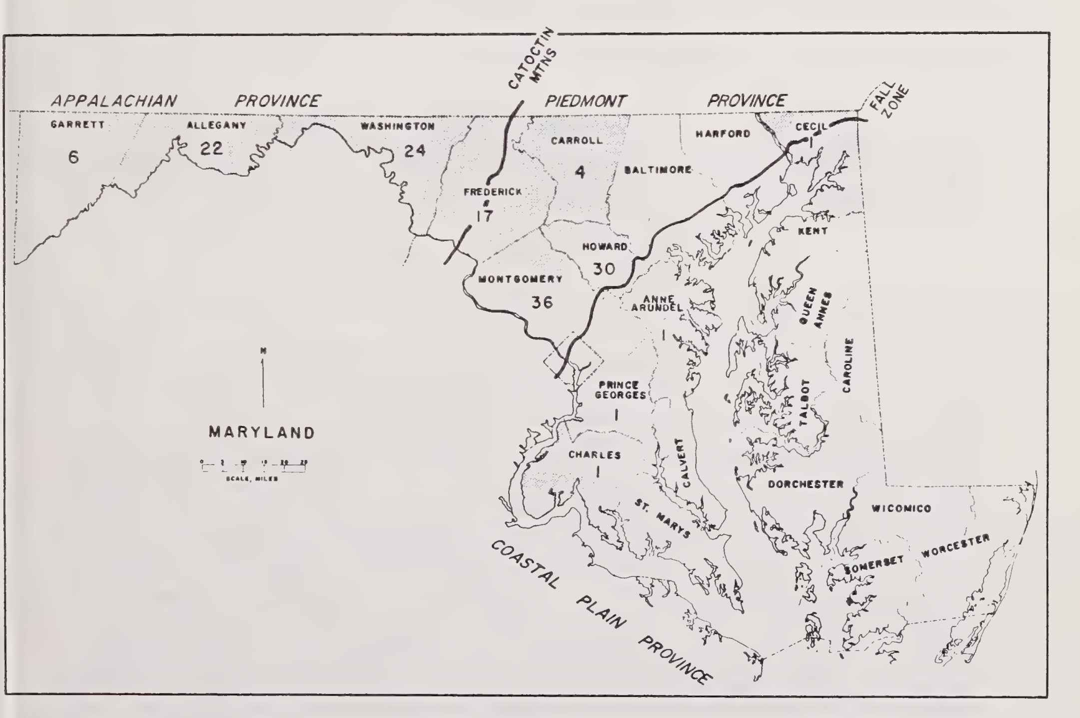


Fig. 1. Study area from which 143 gray foxes were collected 1976–1979 in western Maryland. Numbers in the shaded counties denote the number of gray foxes collected from that county

The Appalachian Province (Region 1)

The Appalachian Province is the most western province and extends from the West Virginia border to the Catoctin Mountains in central Frederick County. The topography varies from a broad highland plateau in the west to wide valleys besected by long ridges in the east. Elevations decrease from a maximum of 1,024 m in the western highlands to 457 m in the eastern ridge and valley section. Temperatures average from 8.9 °C to 10.6 °C annually and from 120 to 150 days a year a below freezing (0 °C). Precipitation averages 109 cm annually.

Gray foxes collected in Garrett, Allegany and Washington Counties were categorized as Region 1.

The Piedmont Plateau Province (Region 2)

The central province of Maryland, the Piedmont Plateau, extends from central Frederick County east to the Fall Zone. The topography ranges from ridges and valleys in the west to hilly county with well developed floodplains in the east. Elevations range from 335 m in the west to 91.4 m near the Fall Zone in the east. Temperatures average from 11.1 °C to 12.8 °C annually with a mean of 110 days per year below freezing (0 °C). Precipitation averages 104 cm annually.

Gray foxes from all of Frederick, Carroll, Montgomery, Howard, Harford, and Cecil Counties were categorized in Region 2. Three additional foxes, collected from counties just east of the Piedmont Plateau Province, were also included in Region 2.

Materials and methods

Gray fox carcasses were collected from November 1976 through January 1979. Carcasses were collected primarily from trappers. However, additional gray foxes were obtained via year-round trapping efforts by Appalachian Environmental Laboratory personnel. Victor number 2 and 1½ coil spring traps (Woodstream Corporation) and standard fox trapping sets (dirt-hole and scent post) were used.

Necropsy

After the eye lenses were removed, gray fox carcasses were frozen. Weights (g) and standard body measurements (mm) were recorded before dissection. The testes, epididymides, and ovaries were weighed to the nearest 0.001 g on a top-loading Mettler Balance (Model P-163). The adrenal glands and the male and female reproductive organs were preserved in Bouin's fluid. The skull, humerus, and baculum from each animal were also collected and cleaned by boiling for later examination.

Sex and age determination

The sex of gray foxes was determined by examination of the external genitalia and internally by the presence of ovaries and uteri.

The age of foxes was determined by a variety of methods. A count of the annular rings in the cementum layer of teeth has been successfully used to determine the age of many canid species (Grue and Jensen 1973; Monson et al. 1973; Linhart and Knowlton 1967; Nelson and Chapman 1982). One lower canine tooth was removed from each skull and completely decalcified in Decal (Decal Corporation, Pomona, N. Y.). Histological sections, 18 thick, were made on a freezing microtome (International Cryostat Model CTL) at −20 °C. These sections were mounted on slides, stained with Harris' haematoxylin, and examined under a light microscope at 40X. Animals without annulations were considered juveniles and it is assumed that one annular ring was layed down each year thereafter. Ages, as determined from cementum annuli, were used to assign gray foxes to year classes.

Because cementum layers are more dependent upon seasonal (Grue 1976) rather than age-specific factors, an estimate of the reliability of this technique was made by comparing the number of cementum annuli with the age as determined by an age-specific technique, such as epiphyseal closure. Juvenile animals having open or only partially ossified humeral epiphyses were selected for this comparison. Sullivan and Haugen (1956) reported that the distal epiphyses of the ulna and radius in gray foxes close between 8 and 9 months humerus closed about one week later than the distal epiphyses of the ulna and radius in red foxes. Thus, it is reasonable to assume that Maryland gray foxes with incompletely ossified humeral epiphyses are less than one year of age.

Eye lens techniques, as described by Lord (1961), Friend (1967) and Nelson and Chapman (1982) were also investigated. Whole eye balls were collected from freshly killed gray foxes and

preserved in 10 % buffered ($CaCO_3$) formalin for a minimum of 3 months. Lenses were then removed from the eyes and dried at 80 °C in a drying oven for 72 hours or until no additional weight loss was noted. The dried lenses were weighed on a FPE Precision Balance to the nearest 0.1 mg.

Gray fox bacula were also collected for purposes of age determination (PERTIDES 1950). Lengths of bacula were recorded to the nearest 0.1 mm. They were then oven dried at 80 °C for 72 hours and weighed on a top-loading Mettler Balance to the nearest milligram.

Life table

A life table similar to those presented by STORM et al. (1976) and MACPHERSON (1969) was constructed following the guidelines prescribed by CAUGHLEY (1966). A stable age distribution and an exponential growth rate of 0 (a stationary population) must be assumed in this procedure.

Survivorship (1x) is the number of individuals in an initial cohort of 1,000 animals that survive to age × (CAUGHLEY 1966). Survivorship was calculated by dividing the adjusted frequency of females from each year class by the sum of the adjusted frequencies from the preceeding year classes times 1,000. The number dying during the interval between 2 year classes (dx) was determined as the difference between the 1x values of the 2 year classes (CAUGHLEY 1966). The mortality rates (qx) for each year class were calculated by dividing the dx value by the corresponding 1x value for each year class. Multiplied by 1,000, qx is the number of females that died before age x + 1 out of an initial 1,000 that were alive at age x (CAUGHLEY 1966).

Reproduction

Uteri and ovaries were examined for visible signs of pregnancy to determine the onset and duration of the gray fox breeding season. The testes of males were also examined for the presence of sperm (SULLIVAN 1956; LAYNE 1958; WOOD 1958). Sperm was categorized as absent (0), present (1), or abundant (2) for both the testes and epididymides.

The mean litter size was estimated by counting the number of placental scars on the uteri (LAYNE and MCKEON 1956; WOOD 1958). Ovulation rates were determined by examining the ovaries for the presence of corpora lutea. Preserved ovaries were sectioned on a rotary microtome (American Optical Model 820). Serial sections, 10 thick, were mounted on slides and stained with Delafield's haematoxylin and eosin.

Statistical methods

Data transformations and linear regressions, similar to those prescribed by DUDZINSKI and MYKYTOWYCZ (1961), were used to analyze eye lens weights and baculum lengths and weights. Where applicable, t-tests for unequal subsamples were used (MENDENHALL and OTT 1976). Statistical tests were considered significant when $P < 0.05$ and highly significant when $P < 0.01$.

Results

Age determination

Eye lens weights

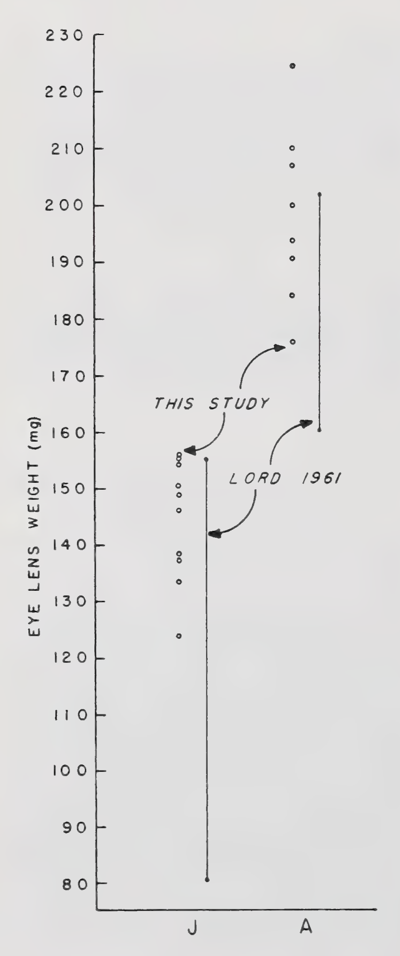
The mean dried weights of eye lenses of 19 gray foxes from western Maryland were categorized by age in months (Table 1). Since no animals of known age were available, it was necessary to assume a common birth date. It was presumed all foxes were born in April. Ages were estimated by counting the number of months from the month of collection back to April and then adding 12 months for every cementum annuli. These data suggest that lens weights increased with age; however, fluctuations in weight are apparent after 15 months.

Lens weights were separated into categories for juveniles less than one year old (5 to 7 months) and adults greater than one year old (15 to 79 months) (Fig. 2). These data indicate that lens weight can be used to separate juveniles (< 156.6 mg) from adults (> 176.6 mg) ($P < 0.05$, $t = 9.037$, $df = 17$). Similarly, the lens weights of 74 gray foxes from Florida (LORD 1961a) also effectively separated juveniles (< 155.3 mg) from adults (> 160.3 mg).

Table 1

Mean dry eye lens weights (mg) of gray foxes collected in Maryland, 1976–1979

Estimated age (months)	N	Mean lens weight (mg)	Range
5	1	124.0	
6	4	142.8	133.4–151.5
7	6	149.9	138.4–156.6
15	1	191.0	
16	1	176.6	
31	1	184.3	
37	1	210.2	
42	1	200.2	
51	1	194.0	
75	1	224.9	
79	1	207.3	



Two problems noted by DUDZINSKI and MYKYTOWYCZ (1961) when dealing with organ weights in relation to age were the significant differences in organ growth rates between young and older animals and the lesser amount of organ variability (in absolute) in young animals than for older ones. They found that by transforming the lens weight values to $Y = \log_{10}$ (lens weight), and the age to $X = 1/(\text{age} + \text{constant})$, a linear model and homogenity of variance would result, solving both problems.

Gray fox eye lens data from this study were transformed to $Y = \log_{10}$ (lens weight) and $X = 2/(\text{age} - 0.75)$. The constant, -0.75, was determined by trial and error to give linearity ($r = -0.958$). These data (Fig. 3) are represented by the equation

$$Y = 2.329 - 0.951x$$

For comparison, the mean weights from LORD (1961a) (Fig. 3) were similarly transformed ($Y = \log_{10}$ [lens weight] and $X = 1/[\text{age} + 1.05]$, $r + -0.992$) and are represented by

$$Y = 2.352 - 1.828x.$$

Eye lens weights increased with age in gray foxes from both Maryland and Florida. However, the significant difference between the slopes of these two equations ($P < 0.05$, $t = 8.289$, $df = 28$) suggest that the eye lens growth rates were greater for Florida gray foxes than for those from Maryland.

Fig. 2. Eye lens weights (mg) for gray fox juveniles (J) and adults (A) from Maryland, 1976–1979, and from LORD (1961a)

THIS STUDY $X = 1/(\text{AGE} - 0.75)$

LORD (1961) $X = 1/(\text{AGE} + 1.05)$

THIS STUDY $Y = 2.329 - 0.951\,(x)$

LORD (1961) $Y = 2.352 - 1.828\,(x)$

LOG_{10} (DRY WEIGHT OF LENSES)

X

Fig. 3. Dry weights (mg) of gray fox eye lenses ($\log_{10}$) and the reciprocal of age (months and constant) for Maryland gray foxes collected in 1976–1979 compared to LORD (1961a)

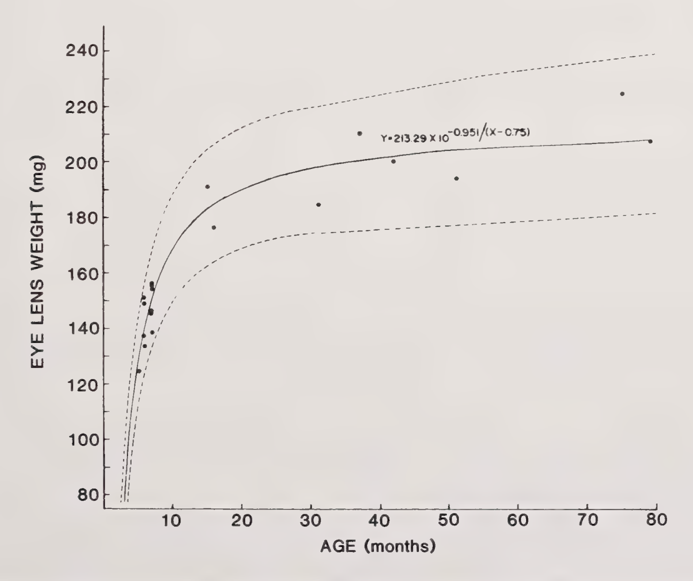


Fig. 4. Dry lens weights (mg) plotted with age (months), growth curve $Y = 213.29 \times 10^{-0.951/(X - 0.75)}$, and 95 % confidence limits for predicted lens weights, for Maryland gray foxes collected 1976–1979

Eye lens weights from the 19 Maryland gray foxes and their corresponding ages in months were used to calculate the growth curve,

$$Y = 213.3 \times 10^{-0.951/(x - 0.75)}$$

and the 95 % confidence limits for predicted lens weights (Fig. 4). By reading the confidence limits horizontally, it is readily apparent that the eye lens technique for determining age becomes much less reliable as age increases.

Bacula

Bacula were collected from 44 gray foxes from western Maryland. The mean baculum lengths and weights were assigned ages in the same manner as for eye lens weights (Table 2). While it is apparent that both the baculum lengths and weights generally increased with age, a great deal of variability existed both within and between age groups.

Table 2

Mean baculum lengths (cm) and weights (mg) in relation to age (months) for 44 male gray foxes collected in Maryland, 1976–1979

Estimated Age (months)	N	Mean baculum length (cm)	Range	Mean baculum weight (mg)	Range
5	2	4.75	4.60–4.90	134	117–151
6	6	4.86	4.16–5.71	177	97–265
7	10	5.03	4.37–5.62	216	153–312
8	8	5.16	4.58–5.57	254	172–318
10	1	5.06		291	
16	1	5.52		307	
19	1	5.48		392	
20	1	5.24		229	
30	1	5.63		382	
32	1	5.58		345	
34	1	5.73		414	
37	1	5.26		389	
45	1	5.59		402	
55	1	6.27		450	
67	1	5.10		247	
68	1	5.73		393	
81	2	5.67	5.52–5.82	473	453–493
90	1	5.49		589	
91	2	5.48	5.29–5.67	472	428–516

The lengths of the 44 gray fox bacula and their ages (in months) were transformed to $Y = \log_{10}$ (baculum length) and $X = 1/(\text{age} - 1.5)$ to give linearity ($r = -0.579$) (Fig. 5). The growth curve,

$$Y = 5.65 \times 10^{-0.287/(x - 1.5)}$$

and 95 % confidence limits for predicted baculum length were also calculated. By reading the confidence limits horizontally, it is apparent that baculum length is not a satisfactory technique for determining age in gray foxes.

The weights and corresponding ages of the 44 gray fox bacula were also used to calculate the growth curve, and 95 % confidence limits. These data were also transformed [$Y = \log_{10}$ (baculum weight) and $X = 1/(\text{age} - 1.5)$] to give linearity ($r = -0.832$) and the growth curve is from the equation

$$Y = 448 \times 10^{-1.826/(x - 1.5)}$$

Fig. 5. Baculum lengths (cm) and weights (mg) for juvenile (J) and adult (A) male gray foxes collected in Maryland 1976–1979

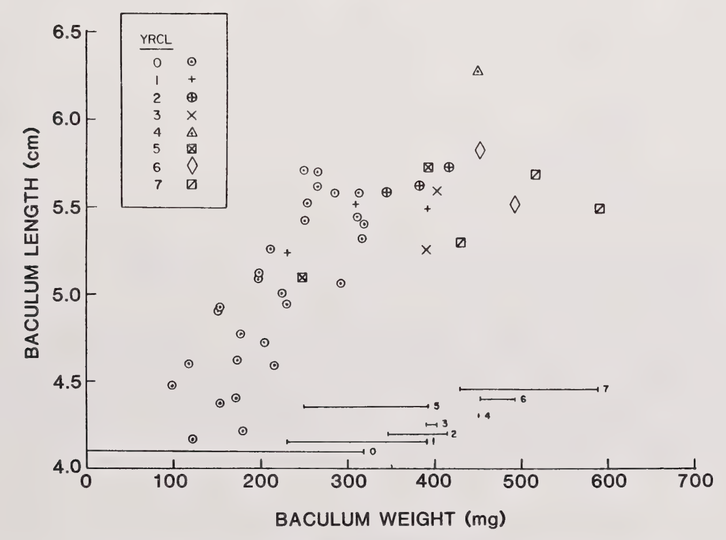


Fig. 6. Baculum length (cm) plotted against baculum weight (mg) and the ranges of baculum weight by age (year classes) for Maryland gray fox males collected 1976–1979

While these data suggest that baculum weight may be more reliable than length for determining age, the divergence of the 95 % confidence limits again suggest that this technique is not suitable for separating Maryland gray foxes into age groups by month.

Baculum lengths (cm) and baculum weights (mg) were separated into juvenile and adult categories (Fig. 5). Unlike the complete separation noted for eye lens weights, there was a considerable area of overlap between juveniles and adults for both baculum length and weight.

Baculum weight generally increased with length, however, the range of weights for a given length was variable (Fig. 6). This variability is illustrated by the poor array of weight ranges for the 8 year classes.

Epiphyseal closure of the humerus

The degree of epiphyseal closure was recorded for each of the 143 gray foxes examined. Because most carcasses were obtained from furtrappers, no animals with open (un-ossified) epiphyses appeared in the sample until September (Table 3). Juvenile foxes with open

Table 3

Date of closure of the humeral epiphysis for 85 Maryland gray foxes (less than 18 months old) from Maryland, 1976–1979

Year	Month	N	Open percent	N	Closing percent	N	Closed percent
First year							
	April						
	May						
	June						
	July						
	August						
	September	3	100				
	October	17	94.4	1	5.6		
	November	26	96.3	1	3.7		
	December	12	40.0	18	60.0		
	January			4	100		
	February			1	100		
	March						
Second year							
	April						
	May						
	June						
	July					1	100
	August					1	100
	September						

epiphyses appeared in the sample through December, beyond which time no additional un-ossified epiphyses were noted. Partially-ossified (closing) epiphyses first appeared on October 6. Additional closing epiphyses were observed through early February. While no first year animals appeared in the sample from early February through late July, these data suggest that the humeral epiphysis has at least begun to close by February. Thus, it appears that the proximal epiphysis of the humerus may be reliably utilized to separate juveniles from older age groups through December. The remaining 58 animals, older than 1 year of age, all had completely ossified epiphyses.

Cementum annuli

The number of cementum annuli were counted for 143 gray foxes from Maryland. A total of 82 juvenile Maryland gray foxes with less than complete epiphyseal ossification were examined for the presence of cementum annuli. One juvenile had canine teeth with annulations. A fox collected on January 9, showed partial epiphyseal closure and also possessed one cementum annulus. This translates into 1.2 % error rate for placement into the juvenile or 0 year class.

Mortality

Age distribution

Cementum annuli data from only those foxes collected October to January were used for age distribution analyses because they were collected during relatively short periods of time and accounted for 90 % of the animals collected (Table 4). The size of the juvenile

Table 4

Age distribution of gray foxes collected in Maryland from October through January, 1976–1979

Year class	1976–1977 N	1976–1977 Percent	1977–1978 N	1977–1978 Percent	1978–1979 N	1978–1979 Percent
0	11	55	38	58	30	68
1	0	0	8	12	3	7
2	2	10	7	11	1	2
3	1	5	2	3	4	9
4	2	10	5	8	3	7
5	2	10	0	0	2	5
6	2	10	0	0	1	2
7	0	0	4	6	0	0
8	0	0	1	2	0	0
Total	20	100	65	100	44	100

cohorts exceeded 50 % in each of the 3 years of the study. The oldest gray fox collected was in its ninth year.

Life table

The data from the 1977–1978 season were utilized for the construction of a life table. This life table was based on less than 50 ages at death and may, therefore, be subject to bias (Caughley 1966).

The observed frequencies for each year class were adjusted (r = 0.951) by the equation

$$\log Y = 3.24 - 1.09x + 0.19X^2 - 0.01x^3$$

where Y is the log of the predicted frequency and x is the age. Because the number of juveniles in the sample is not representative of the number of juveniles born, but rather of the number of juveniles from 6 to 9 months of age in the population, the age categories are 0.5, 1.5, . . . 8.5.

Estimates of survivorship (1x) and the number of deaths (dx) were calculated from the adjusted frequencies for each year class and applied to an initial cohort of 1,000 (at 0.5 years of age). These data represent the number of gray fox vixens from the initial cohort that have survived (1x) to age x and died (dx) between age x and x + 1 (Table 5). Approximately 80 % of the gray fox vixens alive at 6 months of age die by the age of 2.5 years and while less than 10 % lived beyond 4.5 years of age, 8 % lived for 7 or more years.

Table 5

Life table for female gray foxes collected from October 1977 to January 1978 in Maryland

Year class	Frequency	Adjested frequency	1000 1x	1000 dx	1000 qx
0.5	18	15.51	1000	526	526
1.5	6	7.35	474	275	580
2.5	4	4.56	199	75	377
3.5	0	3.41	124	32	258
4.5	4	2.84	92	20	217
5.5	0	2.44	72	17	236
6.5	0	1.99	55	18	327
7.5	1	1.42	37	16	432
8.5	1	0.82	21		

Assuming the population was stationary, the mean rate of mortality ($\bar{q}x$) for all age groups (Caughley 1966) was:

$$\bar{q}x = \frac{1}{1x} = 0.48.$$

Of primary interest, however, were the differences in mortality rates (qx) estimated for each year class interval (Table 5). The mortality rates were greatest for juveniles and yearlings and lowest for females in their fifth year. Beyond year class 5.5, mortality rates increased steadily with age suggesting that the effects of senectitude become greater as old age approaches.

Sex ratios

The sex ratio for the combined sample of Maryland gray foxes, collected from 1976–1979, was about 123 males per 100 females. However, the difference was not statistically different from 1 : 1.

Reproduction

Male reproductive cycle

Testes and epididymides were collected from 35 males. Mean testes weights for adults steadily increased from October through February (Fig. 7). A similar increase was also observed for juveniles from September through January although these weights were generally below those of adults.

Spermatogenic activity, determined from testicular and epididymal smears, was first noted in the testis in September and in the epididymis in October (Table 6). The percentage of testes with sperm increased rapidly from October to January and all males examined in January and February ($n = 4$) had testes with sperm (Table 6, Fig. 8). The percentage of epididymides with sperm increased from September to February with a slight decrease in January (Table 6, Fig. 8).

Female reproduction

All females collected in January and February, were in at least the early phases of proestrum (Table 7). Two adults, collected in late January and early February, had large tertiary follicles located near the surface of their ovaries indicating they were in late proestrum.

Estrus in female Maryland gray foxes appears to begin in early February. This corresponds to the maximum testes weights of males.

Uteri from 52 female gray foxes were examined for the presence of placental scars.

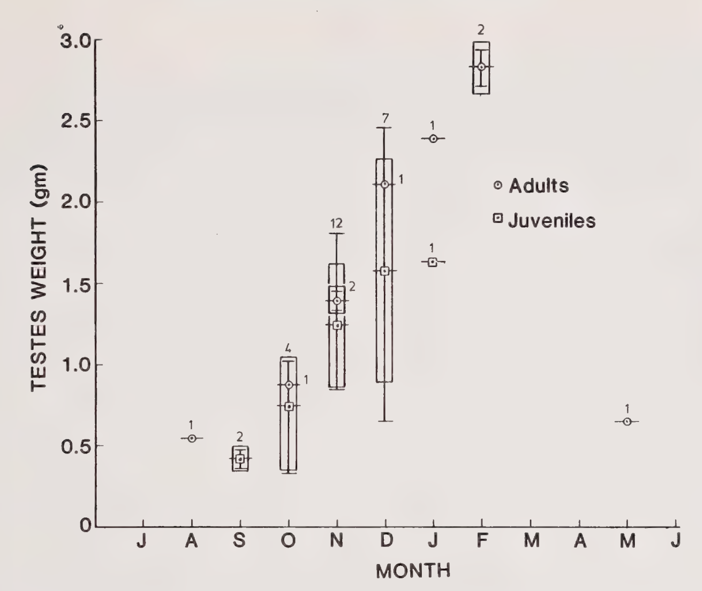


Fig. 7. Testes weight (gm) by month for juvenile and adult male gray foxes collected in Maryland 1976–1979. Horizontal lines, vertical lines and vertical bars represent the means, ranges and one standard deviation on each side of the means, respectively. Numbers indicate sample size

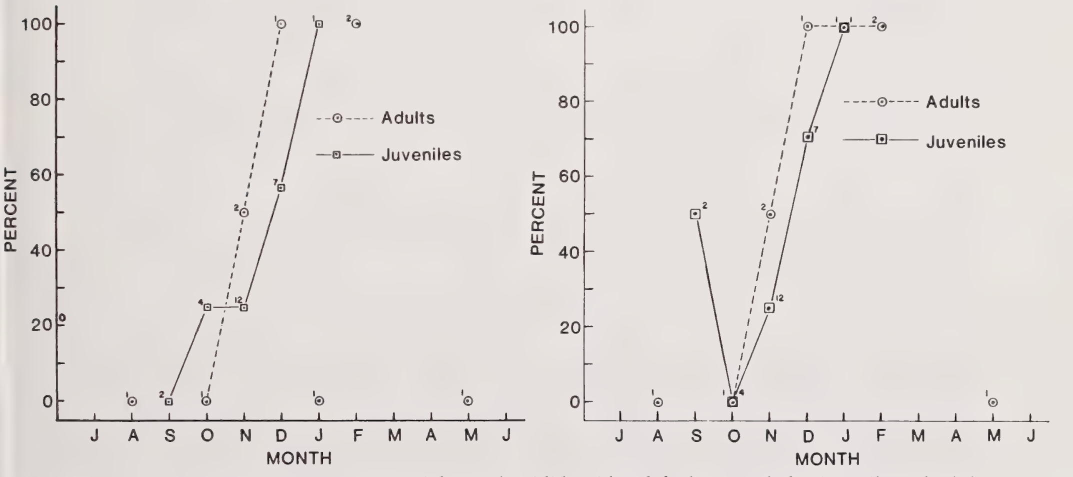


Fig. 8. Sperm presence (%) in testes (right) and epididymides (left) by month for juvenile and adult male gray foxes from Maryland 1976–1979

Thirty of these foxes were young-of-the-year females, not yet experiencing their first mating season, and did not possess uteri with placental scars. The mean number of placental scars per female, from those 1-year-old or older that possessed at least 1 scar (n = 12), was 4.42 (range 3–5). The remaining 10 adult females possessed uteri without scars.

Three adult females collected in July had ovaries containing corpora lutea (mean = 5.67, range 4–7). One had 7 corpora albicantia visible in the ovaries. However, it was not lactating, nor did it possess placental scars, indicating reproductive failure. The other 2 females had placental scars and were lactating.

Table 6

Presence of sperm (percent) in gray fox testes and epididymes from Maryland, 1976–1979

Month	Number	Percentage with sperm	
		Testes	Epididymis
July			
August	1	0	0
September	2	50	0
October	5	0	20
November	14	28	28
December	8	62	62
January	2	100	50
February	2	100	100
March			
April			
May	1	0	0
June			
Total	35		

Table 7

Status of ovarian follicle development and estrous cycle phases for female gray foxes collected in January and February from Maryland, 1976–1979

Specimen number	Date	Age[1]	Follicle[2] status	Estrous[3] phase
102	1/6	J	S	E
19	1/9	J	S	E
56	1/25	A	T	L
28	1/26	J	S	E
18	2/1	J	S	E
23	2/4	A	T	L
67	2/12	A	S	E

[1] Juveniles (J) and Adults (A). – [2] State of follicular development: S = small secondary follicles in ovarian medulla; T = large tertiary follicles near medulla surface. – [3] Estrous cycle phase: E = early proestrum; L = late proestrum.

Ovulation rates were also estimated from the number of corpora albicantia. Pairs of ovaries from 23 female gray foxes, at least 1-year old, were examined for the structures. Corpora albicantia were observed in 15 females and the mean was 4.6 (range 3–7). Five of the remaining females showed no sign of corpora albicantia and the other 3 animals (one each from December, January and February) had regressing corpora albicantia.

Differences in the total number of ovarian corpora and the number of placental scars from 19 female gray foxes, were used to estimate prenatal mortality (Table 8). Ovarian corpora totaled 74 (mean = 3.9) and the number of placental scars equaled 45 (mean = 2.4) for an estimated prenatal mortality rate of about 39 %.

Ten of the females, which showed signs of successfully producing litters, had a total of 51 ovarian corpora and 45 placental scars. From these females, an implantation rate of 88 %, a mean ovulation rate of 5.1 ova per female, and a mean litter size of 4.5 per female, were determined.

Ten of 22 (45 %) females over 1-year of age were thought to have been barren during the last reproductive season. Five of the barren females apparently failed to ovulate while the other 5 ovulated, but were either not fertilized, or the fertilized blastocysts failed to implant.

Table 8

Number of corpora lutea, corpora albicantia and placental scars for 22 female gray foxes from Maryland, 1976–1979

Specimen number	Month	Total corpora lutea	Total corpora albicantia	Total placental scars	Comments
24	July	7	6	0	B,1,2
25	July	6	0	5	F,6(1)
81	July	4	0	4	F,4
44	October	0	7	4	F,6(3)
46	October	0	6	4	F,6(2)
136	October	0	0	0	B,3
35	November	0	6	5	F,6(1)
108	November	0	5	4	F,6(1)
123	November	0	3	5	F,5,7
124	November	0	3	0	B,1,2
7	December	0	4	0	B,1,2
11	December	0	4	5	F,5,7
37	December	0	0	0	B,3,7
93	December	0	5	5	F,4
95	December	0	0	0	B,3,7
112	December	0	5	0	B,1,2
141	December	0	0[a]	3	F,7
142	December	0	5	4	F,6(1)
143	December	0	4	0	B,1,2
56	January	0	1[a]	0	B,1,2,3
23	February	0	1[a]	5	F,5,7
67	February	0	0	0	B,3

Comments regarding fertility and pre-natal mortality are coded as follows: B = barren; F = fertile; 1 = failed to be fertilized; 2 = failed to implant; 3 = did not ovulate; 4 = corpora and placental scars equal; 5 = polyovular; 6 = ovular mortality (number of ova lost); 7 = corpora albicantia regressed. – [a] Corpora albicantia regressed.

Discussion

Age determination

The mean dried weights of eye lenses from Maryland gray foxes suggest that this technique is suitable for the separation of juveniles from adult animals. These results are similar to those reported by LORD (1961a) for lens weights from 74 Florida gray foxes up to 28 months of age. He found a 90 % agreement between lens weight and tooth wear techniques (WOOD 1958) for separating juveniles from adults and only 78 % agreement between the 2 techniques when estimating the year of birth for foxes up to 28 months of age. Apparently, however, much of the discrepancy between these techniques was with the tooth wear method as LORD (1961a) reported that of 21 cases of adult disagreement, tooth wear suggested that 20 of these animals were older than did the lens weights. Tooth wear was also found to be a less reliable method for determining age in gray foxes from Alabama and Georgia (NICHOLSON and HILL 1981). HARRIS (1978) found that tooth wear was a variable character in red foxes from England and subsequently felt that this method was unreliable for determining absolute age.

Bacula weights collected from 44 male gray foxes from Maryland were of less value as a criterion for age determination than eye lens weights. A small sample of gray fox bacula from Ohio was examined by PETRIDES (1950) from which he found no overlap of weights between juvenile and adult animals. The maximum juvenile weight was 330 mg and the

minimum adult weight was 420 mg. Bacula from the Maryland sample showed no such separation. The weights of 46 gray fox bacula from southern Georgia and northern Florida (Wood 1958) also failed to separate juvenile from adult animals.

Examination of the epiphysis of the proximal humerus to determine the degree of ossification reliably separated juveniles from adult gray foxes through the end of December. Additional separation of some young-of-the-year gray foxes is possible, as evidenced by the presence of partially closed epiphyses through at least February; however, the overall reliability of the technique is thought to be considerably less at that time. Sullivan and Haugen (1956) reported similar results for both red and gray foxes from Alabama by taking X-rays of the distal epiphyses of the radius and ulna. Their results showed that both species of foxes could be reliably categorized as juveniles or adults through November and that some juveniles could be separated through December.

Counts of the annulations of the cementum layer of teeth have been recognized, in recent years, as a valuable technique for determining the absolute age of many mammalian species. Studies to determine the reliability of this technique have been conducted on several species of canids including the coyote *(Canis latrans)* (Linhart and Knowlton 1967; Allen and Kohn 1976); domestic dogs *(Canis familiaris)* (Grue 1976); the arctic fox *(Alopex lagopus)* (Grue and Jensen 1976); and the red fox (Monson et al. 1973; Grue and Jensen 1973; Harris 1978). In New York, the teeth of gray foxes, and other species, were histologically examined (Stone et al. 1975), but since the primary objective of this investigation was to compare the quality of several staining techniques, no inference to the reliability of the cementum annuli technique for this species was made.

A sample of animals of known age was utilized, in conjunction with the use of wild specimens, in most of the studies mentioned above. While a reference collection of known-aged animals would improve the validity of applying this technique to a population not previously investigated (Grue and Jensen 1973; Harris 1978), no gray foxes of known age were locally available. However, because the counting of cementum annuli has been demonstrated as a valid criterion for determining age, not only in canid species, but in a variety of animals (Grue and Jensen 1979), it appears that this method is equally applicable to gray foxes from Maryland. Histological sections from this study closely resembled photomicrographs of tooth sections from the red fox and arctic fox (Grue and Jensen 1973, 1976).

Age distribution

The size and variability of the juvenile to adult harvest ratios in this study are consistent with those reported in other investigations. Richards and Hine (1953) reported a range of 62–77 % juveniles in annual Wisconsin gray fox harvests. Wood (1958) reported a range of 51–69 % juveniles in annual Georgia gray fox harvests, and of 104 gray foxes collected in Florida by Lord (1961a), approximately 60 % were juveniles.

Sex ratios

Sex ratios favoring males have been reported for gray foxes in Georgia, Florida and South Carolina (Wood 1958) and in Wisconsin (Richards and Hine 1953), however, none differed significantly from 1 : 1. In New York, Layne and McKeon (1956) reported significantly more male than female gray foxes, but later Linhart (1959) found nearly equal numbers of males and females in the population.

Investigations of the primary sex ratios of gray foxes all slightly favored males, however, no significant differences from a 1 : 1 ratio were noted (Wood 1958; Layne and McKeon 1956).

Reproduction

Male reproductive cycle

Testis weights for Maryland gray foxes were greatest during February, but because no animals were available for March and April, it could not be concluded that peak testis weights occurred in February. Testis weights for gray foxes in southern Illinois were greatest in January (Layne 1958) and mean testis volume for Georgia gray foxes was greatest in mid-January (Cook 1974). Thus the period of peak testis weights for Maryland gray foxes occurs later than those observed for both Illinois and Georgia.

The lower mean testis weights recorded for juveniles has also been reported in other canid investigations. For red foxes in Illinois, Storm et al. (1976) found that the pattern of testis weights exhibited by juveniles was similar to that of adults, although lower juvenile weights were recorded at least through December. Similarly, Dunbar (1973) found that the testis weights for juvenile coyotes in Oklahoma were below those recorded for adults during late summer and fall, but by February, juvenile testis weights were nearly as great as those for adults.

The pattern of spermatogenic activity for Maryland gray foxes, as evidenced by testicular and epididymal smears, is similar to those described in other gray fox investigations. In Georgia, Wood (1958) found small quantities of sperm in 2 of 9 (22 %) juvenile males examined in November and in all of the 5 males from December through February. None of the epididymides collected from March through May contained sperm. Also in Georgia, Cook (1974) found spermatozoa in the seminiferous tubules of all male gray foxes examined in January and February and in only 43 % of those examined from March through May. He also noted abundant sperm in the epididymides of all but 1 male from December through February and that sperm remained present in March and April, but not May. Abundant sperm was found in the testes of Alabama gray foxes from mid-November to mid-April and Sullivan (1956) stated that the males were fertile during this period. Layne (1958) found sperm in the epididymides of all the gray foxes from southern Illinois examined from December through March, but in only 7 of the 15 (47 %) males examined in April. Also from southern Illinois, Follman (1967) suggested that gray fox males were fertile from December through March with the greatest number of spermatozoa occurring in February and March. His data, however, showed spermatozoa to be present in the testes for a longer period of time than those of the previously mentioned studies, probably because he employed histological techniques to determine spermatogenic activity rather than testicular and epididymal smears (Cook 1974).

Female reproductive cycle

The onset of estrus in Maryland gray foxes was in agreement with the literature. The breeding dates estimated for gray fox vixens from Georgia and Alabama ranged from the end of December to mid-March, with the peak of breeding generally falling between late January and mid-February (Sullivan 1956; Wood 1958; Cook 1974, 1977). The mating season for gray fox vixens from southern Illinois (Layne 1958) and New York State (Sheldon 1949; Layne and McKeon 1956) were somewhat later than those noted for the southern states with the peaks occurring during mid-February and from the end of February to the first of March, respectively.

Since foxes from the more northern latitudes breed later than those from southern latitudes (Sheldon 1949; Lloyd and Englund 1973), the mating season beginning in early February or late January for Maryland gray foxes would seem reasonable. This period follows those dates reported as the beginning of the gray fox mating season for Georgia and Alabama (Sullivan 1956; Wood 1958; Cook 1974, 1977), and equals or

Table 9

Summary of gray fox ovulation rates, litter size, mortality rates and percentages of barren females

Area	Ovulation rate	Sample size	Mean litter size	Range	Mortality rate	Percent barren females	Method	Source
New York		35	3.66	1–7		3.3	Placental scars	SHELDON (1949)
Wisconsin		44	3.90				Placental scars	RICHARDS and HINE (1953)
New York	5.20	10	4.50	3–7	.30[a]	3.8	Embryo counts	LAYNE and McKEON (1956)
		32	4.40	3–7	.22[b]		Placental scars	
Alabama		6	4.16	1–5		6.4	Embryo counts	SULLIVAN (1956)
		20	3.80	1–5			Placental scars	
Southern Illinois	4.41	32	3.62	2–5	.14[b]	2.0	Placental scars	LAYNE (1958)
		24	3.96	2–6			Uterine swellings	
Georgia			4.90			7.7[c]	Embryo counts	WOOD (1958)
			4.31			6.4[d]	Placental scars	
Florida			4.71				Placental scars	LORD (1961b)
Georgia	4.20	6	3.33		.14		Placental scars	COOK (1974)
			4.00				Gestational sacs	
Maryland	4.60	12	4.42	3–5	.39[a]	45.0	Placental scars	This study

[a] Total prenatal mortality. – [b] Implantation mortality. – [c] Yearlings. – [d] All ages.

preceeds those dates reported for Illinois and New York (LAYNE 1958; SHELDON 1949; LAYNE and McKEON 1956).

Counts of placental scars were considered sufficiently accurate for the estimation of average litter size in foxes (SHELDON 1949; LAYNE 1958). However, it was generally agreed that this method would provide an estimate slightly higher than the actual average at parturition because of the inability to distinguish between resorptions or still births and live young (SHELDON 1949; WOOD 1958; HARRIS 1979; LAYNE 1958). MACPHERSON (1969) found that placental scar counts, from a group of arctic fox vixens with known reproductive histories, were nearly representative of the actual litter sizes.

The mean litter size for Maryland gray fox females occurred near the upper limit of the array of mean litter sizes reported in the literature (Table 9). Compensatory reproductive rates, because of higher man-caused mortality, was suggested by SCHOFIELD (1958) as the possible reason for larger red fox litters in southern Michigan than in the more northern counties.

The estimated ovulation rate based on the number of corpora lutea and corpora albicantia (4.6 per female) in the ovaries of adult Maryland gray foxes was comparable to

the ovulation rates noted in other studies (Table 9). Estimates derived from the 10 females that successfully produced litters showed a slightly higher ovulation rate (5.1 ova per female), but this figure also remained within the limits of the other reported rates. The mean number of ova produced from the 3 vixens with corpora lutea (5.7 per female) exceeded the mean rate reported in the literature (Table 9) for gray foxes and this is attributed to the small sample size.

The difference in ovulation rates between that estimated from corpora lutea (5.7 per female) and corpora albicantia (4.6 per female) is probably the result of the regression of corpora albicantia in the ovaries. Most of the vixens from which ovulation rates were determined were collected in October, November and December. It would seem logical that corpora lutea from females that failed to produce full term litters or did not lactate would experience a faster and more complete regression than those that whelped successfully.

It has been suggested that corpora albicantia normally persist up to 1.5 years following their development as corpora lutea (COOK 1977). However, the results from this study suggested that this was true for only 1 vixen, which apparently failed to produce a litter. Neither of the other 2 females with corpora lutea also possessed corpora albicantia. COOK (1977) suggested that 41 (56 %) of the 73 vixens he examined possessed ovaries with both corpora lutea and corpora albicantia.

Preimplantation mortality rates for Maryland gray fox vixens that appeared to have successfully produced litters (12 %), were lower than those rates represented in the literature (Table 9). Prenatal mortality, as estimated from the difference between the number of corpora lutea and corpora albicantia, and the number of placental scars, for 22 Maryland females (39 %) was higher than other estimates of prenatal mortality (Table 9). This is probably the result of placental scar attrition (SULLIVAN 1956) since the majority of the females from this study were collected in November and December.

The higher proportion of barren females among adult Maryland vixens (45 %) as compared with the percentages reported in other studies (Table 9) may be because the Maryland sample was obtained later in the season than data from other studies. The possible attrition of placental scars to those females collected in late fall and early winter (SULLIVAN 1956) would account for the higher rate observed.

Acknowledgements

This study and review would not have been possible without the assistance of many persons. We are grateful to the members of the Maryland Fur Trappers, Inc., and to BRAD NELSON, GREG HOCKMAN, GLEN ASKINS, MARK VANTYNE, and JIM ROSEBERRY for the contribution of gray fox carcasses. Thanks are also in order to PAUL CHANEY, who often went out of his way to solicit support and generate interest in this project. JOHN DUNN provided valuable assistance with the preparation and interpretation of histological sections. Assistance with data analysis was provided by ROD REISH, KIM TITUS and DAN JACOBS. The figures were prepared by JAMES WIGAL and the manuscript was typed by KATHRYN TWIGG. The german summary was prepared by Prof. Dr. MIKE WOLFE. Drs. J. A. MOSHER, K. R. DIXON and T. F. REDICK reviewed the manuscript. The Maryland Wildlife Administration provided funding and the necessary scientific collecting permits. The Maryland Forest Service allowed access to Maryland State Forest lands.

Zusammenfassung

Altersbestimmung, Fortpflanzung und Sterblichkeit des Graufuchses (Urocyon cinereoargenteus) in Maryland, USA

Vier Verfahren wurden zur Altersbestimmung für 143 Graufüchse *(Urocyon cinereoargenteus)* angewandt, die von 1976 bis 1979 im Bundesstaate Maryland erlegt wurden. Die Altersbestimmungsmethoden waren wie folgend: 1. Zahl der jährlichen Zementablagerungen in Zähnen; 2. Grad der Verknöcherung der Epiphyse im Humerus; 3. Gewicht der ausgetrockneten Augenlinsen; und 4. Länge und Gewicht des Penisknochens. Die Daten wiesen auf einen zeitlich gleichbleibenden Altersaufbau hin. Der Jungfuchsanteil des Gesamtbestandes betrug über 50 % in jedem Jahr der

dreijährigen Untersuchung. Das Geschlechterverhältnis der erlegten Füchse war 123,4 Männchen auf je 100 Weibchen. Hodengewichte und der Grad der Spermiogenese wiesen darauf hin, daß erwachsene Rüden früher im Jahre zeugungsfähig sind als diejenigen, die zum erstenmal in die Ranzzeit kommen. Der Beginn des Östrus erfolgte Anfang Februar. Anhand von Zählungen der Plazentanarben in der Gebärmutter wurde die Wurfgröße im Durchschnitt auf 4,42 (schwankend zwischen 3 und 5) Welpen geschätzt. Die Implantationsrate beziehungsweise vorgeburtliche Mortalität betrug 88 % und 39 % im Jahre. Nichttragende Fähen umfaßten 45 % des weiblichen Bestandes.

References

Allen, S. H.; Kohn, S. C. (1976): Assignment of age classes in coyotes from canine cementum annuli. J. Wildl. Manage. **40**, 796–797.

Brush, G. S.; Link, C.; Smith, J. (1977): The natural forests of Maryland: an explanation of the vegetation map of Maryland. Dept. Geology Environ. Engin., Baltimore, Md.: The Johns Hopkins Univ.

Caughley, G. (1966): Mortality patterns in mammals. Ecology **47**, 906–918.

Cook, A. D. (1974): A preliminary study of fox reproduction in the Georgia piedmont. M.S. thesis, Univ. Georgia, Athens.

Cook, A. D. (1977): Morphology of the fox ovary. Ph.D. diss. Univ. Georgia, Athens.

Dudzinski, M. L.; Mykytowycz, R. (1961): The eye lens as an indicator of age in the wild rabbit in Australia. C.S.I.R.O., Wildl. Res. **6**, 156–159.

Dunbar, M. R. (1973): Seasonal changes in testis morphology and spermatogenesis in adult and young-of-the-year coyotes *(Canis latrans)*. M.S. thesis, Oklahoma S. Univ.

Follman, E. H. (1967): Reproductive cycle in the male gray fox *(Urocyon cinereoargenteus)* in southern Illinois. M.A. thesis, S. Illinois Univ.

Friend, M. (1967): Some observations regarding eye-lens weight, as a criterion of age in animals. N. Y. Fish Game J. **14**, 91–121.

Grue, H. (1976): Non-seasonal incremental lines in tooth cementum of domestic dogs *Canis familiaris* L. Danish Review Game Biology **10**, 1–8.

Grue, H.; Jensen, B. (1973): Annular structures in canine tooth cementum in red foxes (*Vulpes vulpes* L.) of known age. Danish Review Game Biology **8**, 1–12.

Grue, H.; Jensen, B. (1976): Annual cementum structures in canine teeth in Arctic foxes *Alopex lagopus* L. from Greenland and Denmark. Danish Review Game Biology **10**, 1–12.

Grue, H.; Jensen, B. (1979): Review of the formation of incremental lines in tooth cementum of terrestrial mammals. Danish Review Game Biology **8**, 1–48.

Harris, S. (1978): Age determination in the red vox *(Vulpes vulpes)* – an evaluation of technique efficiency as applied to a sample of suburban foxes. J. Zoology (London) **184**, 91–117.

Harris, S. (1979): Age-related fertility and productivity in red foxes *(Vulpes vulpes)* in suburban London. J. Zoology (London) **187**, 195–199.

Layne, J. N. (1958): Reproductive characteristics of the gray fox in southern Illinois. J. Wildl. Manage. **22**, 157–163.

Layne, J. N.; McKeon, W. H. (1956): Some aspects of red fox and gray fox reproduction in New York. N. Y. Fish Game J. **3**, 44–74.

Linhart, S. B. (1959): Sex ratios of the red fox and gray fox in New York. N. Y. Fish Game J. **6**, 116–117.

Linhart, S. B.; Knowlton, F. F. (1967): Determining age of coyotes by tooth cementum layers. J. Wildl. Manage. **31**, 362–365.

Lloyd, H. G.; Englund, J. (1973): The reproductive cycle of the red fox in Europe. J. Repro. Fertil. Manage. **19**, 119–130.

Lord, R. D. (1961a): The lens as an indicator of age in the gray fox. J. Mammalogy **42**, 109–111.

Lord, R. D. (1961b): A population study of the gray fox. Amer. Midl. Nat. **66**, 87–109.

Macpherson, A. H. (1969): The dynamics of Canadian arctic fox populations. Canadian Wildl. Serv. Rept. Series No. 8.

Mendenhall, W.; Ott, L. (1976): Understanding statistics. 2. ed. Massachusetts: Duxbury Press.

Miller, F. P. (1967): Maryland soils. Coop. Exten. Serv., Exten. Bull. 212.

Monson, R. A. et al. (1973): Aging red foxes *(Vulpes fulva)* by counting the annular cementum rings in their teeth. N. Y. Fish Game J. **20**, 54–61.

Nelson, B. B.; Chapman, J. A. (1982): Age determination and population characteristics of red foxes from Maryland. Intern. J. Mammal. Biol. **47**, 296–311.

Nicholson, W. S.; Hill, E. P. (1981): A comparison of tooth wear, lens weights and cementum annuli as indices of age in the gray fox. In: Worldwide Furbearer Conference Proceedings. Vol. I. Ed. by J. A. Chapman; D. Pursley. Frostburg, MD. pp. 355–369.

Petrides, G. A. (1950): The determination of sex and age ratios in fur animals. Amer. Natur. **43**, 355–382.

Richards, S. H.; Hine, R. L. (1953): Wisconsin fox populations. Wisc. Conser. Dept., Tech. Wildl. Bull. No. 6, 1–78.
Samuel, D. E.; Nelson, B. B. (1982): Foxes. In: Wild Mammals of North America. Ed. by J. A. Chapman; G. A. Feldhamer. Baltimore and London: Johns Hopkins Univ. Press. pp. 475–490.
Scholfield, R. D. (1958): Litter size and age ratios of Michigan red foxes. J. Wildl. Manage. **22**, 313–315.
Sheldon, W. G. (1949): Reproductive behavior of foxes in New York State. J. Mammalogy **30**, 236–246.
Stone, W. B.; Clauson, A. S.; Slingerlands, D. E.; Weber, B. L. (1975): Use of Romanowsky stains to prepare tooth sections for aging mammals. N. Y. Fish Game J. **22**, 156–158.
Storm, G. L.; Andrews, R. D.; Phillips, R. L.; Bishop, R. A.; Siniff, D. B.; Tester, J. R. (1976): Morphology, reproduction, dispersal, and mortality of Midwestern red fox populations. Wildl. Monogr. **49**, 1–82.
Sullivan, E. G. (1956): Gray fox reproduction, denning range, and weights in Alabama. J. Mammalogy **37**, 346–351.
Sullivan, E. G.; Haugen, A. O. (1956): Age determination of foxes by X-ray of forefeet. J. Wildl. Manage. **20**, 210–212.
Wood, J. E. (1958): Age structure and productivity of a gray fox population. J. Mammalogy **39**, 74–86.

Authors' addresses: Ronald A. Wigal, West Virginia Department of Natural Resources, Charleston, WV 25311; Prof. Dr. Joseph A. Chapman, Department of Fisheries and Wildlife, College of Natural Resources, Utah State University, Logan, Utah 84322, U.S.A.

SEM and carbohydrate histochemical aspects of the glands in the anal region of the pig

By W. Meyer, A. Tsukise and K. Neurand

Institut für Zoologie and Anatomisches Institut, Tierärztliche Hochschule Hannover; Department of Veterinary Anatomy, College of Agriculture and Veterinary Medicine, Nihon University, Tokyo

Receipt of Ms. 11. 11. 1982

Abstract

Investigated SEM structure and carbohydrate histochemistry of the perianal tubular skin glands and the anal glands (proctodeal glands) of 4 juvenile domestic pigs (30–40 kg). The tubular skin glands showed a secretory epithelium with apical cytoplasmic protrusions and large dilatations of the excretory ducts. The anal glands had no corresponding protrusions but the plasma membranes of the secretory cells were fenestrated.

The secretory cells and the luminal secretions of the glands contained neutral and acidic glycoproteins, with small amounts of sialic acid in the tubular skin glands and greater amounts of sialic acid in the anal glands. The reaction intensities of the PO-lectin-DAB procedures demonstrated varying amounts of particular saccharide residues, especially in neutral glycoproteins.

The results obtained indicate an apocrine secretory mechanism in the tubular perianal skin glands and an eccrine or a holocrine-apocrine mechanism in the anal glands. Both gland types obviously contain different spectra of mucus glycoproteins. The observations are discussed in relation to the territorial scent marking behaviour of the pig.

Introduction

In contrast to several other mammalian groups, the anal region of the pig does not show prominent glandular areas (e.g. circumanal gland, paranal sinus) (see e.g. Schaffer 1940; Ortmann 1960; Calhoun and Stinson 1976; Neurand and Meyer 1982; Starck 1982).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4804-0245 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 245–255

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

The only glands found are the compound tubulo-alveolar anal glands (proctodeal glands), which can be detected in the whole zona columnaris ani, reaching proximally below the rectal lamina mucosa, and caudally near to the apocrine glands of the anal skin. The anal glands form small or large groups in the submucosa and between the bundles of the internal anal sphincter muscle. The short alveolar intercalary ducts lead into a longer excretory duct that shows several larger saccular dilatations (reservoirs) when passing through the muscle layers. The glandular alveoli have a thick membrana propria, and the secretory cells are iso- or highprismatic in shape, a feature which is related to their functional development. The alveoli are often surrounded by lymphatic tissue (Mladenowitsch 1907; Schaffer 1940; Ortmann 1960). Because of the paucity of glands in the porcine anal region, the morphology and function of the relatively large tubular apocrine glands of the sparsely haired perianal skin (zona cutanea ani) are also included in this paper.

The present study uses SEM as well as carbohydrate histochemical methods to define the type of secretion and the function of both gland types. The results are discussed in view of the fact that odours produced by the glands found in the mammalian anal region may be important in intraspecific communication (see e.g. Ralls 1971; Eisenberg and Kleiman 1972; Mykytowycz and Goodrich 1974; Albone 1977; Neurand and Meyer 1982).

Materials and methods

The skin specimens of the anal region were dissected from four juvenile domestic pigs (30–40 kg; German landrace). The tissue was fixed in Bouin's solution and 10 % formalin containing 2 % calcium acetate (Leppi 1968) for 48 hours at room temperature or 4 °C, embedded in paraffin (Histoplast), and cut at a thickness of 50–100 µm for SEM examination, and 6 µm for histochemical stainings.

For examination by scanning electron microscopy the thick (50–100 µm) sections were deparaffinized in several changes of 100 % xylene. Before further processing, the material was then air dried very carefully. Finally, the specimens were mounted on copper stubs using double sided adhesive tape, coated with a thin layer of gold-palladium in a sputter coater (Balzers BAE 120, FN 102) and viewed in a JEOL JSM-35L scanning electron microscope operated at 25 kV.

For histochemical purposes the 6 µm sections were stained with the following procedures: hematoxylin eosin (H.-E.); periodic acid-Schiff (PAS) (from Pearse 1968; Culling 1974); alcian blue (AB) (pH 1.0 and 2.5) (from Pearse 1968; Culling 1974); dialyzed iron-ferrocyanide (DI-FCY) (Yamada 1973); AB (pH 2.5)-PAS (from Culling 1974); peroxidase-labelled (PO)-lectin (LT) [concanavalin A (Con A), peanut agglutinin (PNA), Ricinus communis agglutinin (RCA-1), Ulex europaeus agglutinin (UEA-1), Dolichos biflorus agglutinin (DBA), wheat germ agglutinin (WGA), and Limulus polyphemus agglutinin (LPA)] diaminobenzidine (DAB) (Collard and Temmink 1974; Kiernan 1975; Yamada and Shimizu 1976, 1977, 1979; Stoward et al. 1980); and coupled tetrazonium (TZ) (from Pearse 1968).

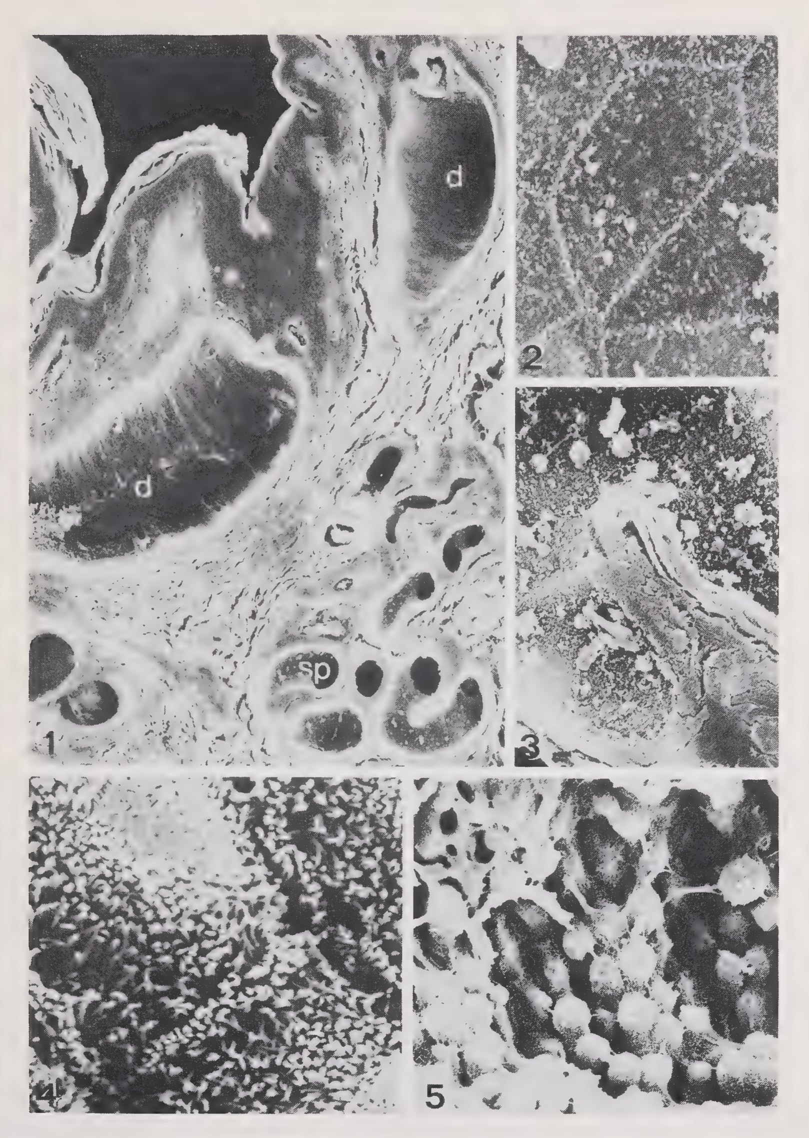
Histochemical control experiments: chemical modification procedures [active and mild methylations (AM, MM), saponification (AM–S, MM–S), sulphation (SUL)] and enzyme digestion procedures [with α-amylase, sialidase, and hyaluronidase (AMYL-, SIAL-, HYAL-)] were performed as described by Pearse (1968), Culling (1974), Tsukise and Yamada (1981), and Meyer and Neurand (1981); lectin controls were performed according to Tsukise and Yamada (1981) and Tsukise and Meyer (1983).

Results

SEM-observations

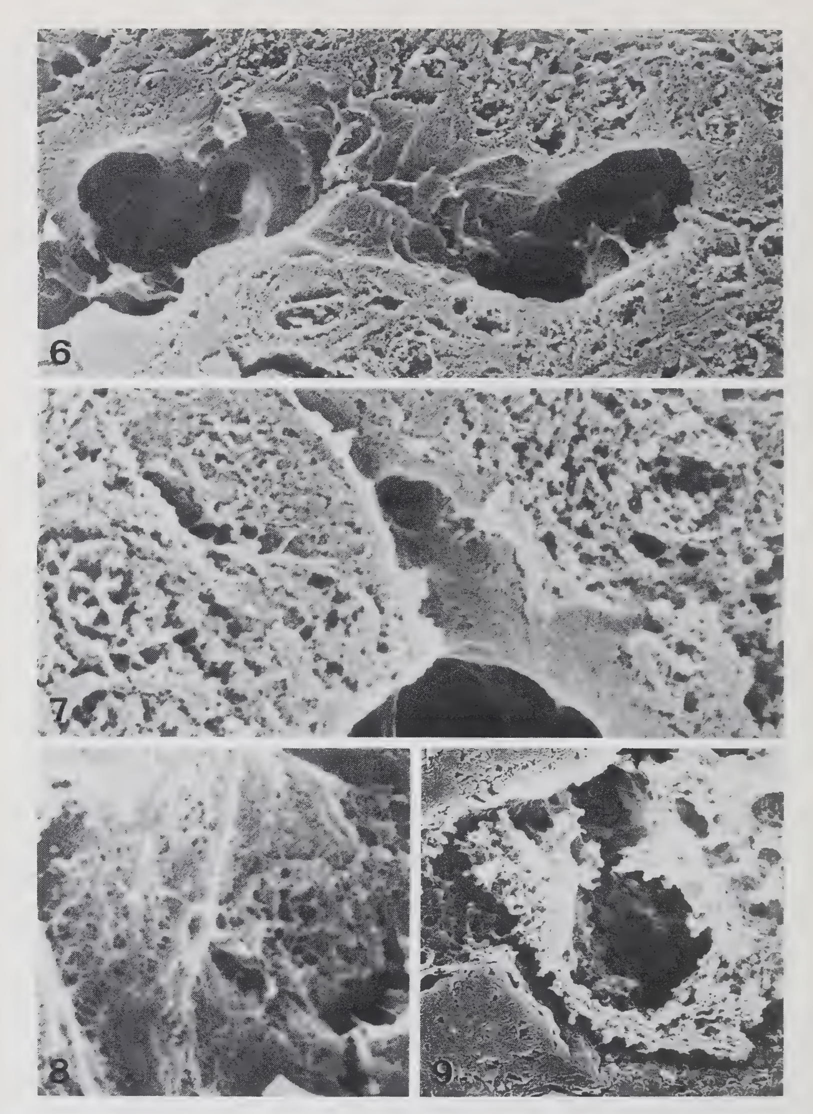
The tubular glands of the perianal skin of the pig (see figs. 1–5) showed a secretory epithelium whose cells had well-rounded apical cytoplasmic protrusions. The luminal plasmalemma of these cells was always densely studded with microvilli. The glands normally had large saccular dilatations of the excretory ducts which often lay closely beneath the epidermis. The dilatations were lined by flat luminal cells of a pentagonal or hexagonal shape, and the surface of these cells exhibited numerous short microvilli.

The epithelial cells of the secretory portions of the anal glands (proctodeal glands) of the pig (see figs. 6–9) did not show definite apical cytoplasmic protrusions. Their luminal



Figs. 1–5. SEM of the tubular apocrine glands of the perianal skin of the pig. *1:* overall view with secretory portions (sp) and saccular dilatations (d) (× 130); *2:* luminal surface cells of the dilatations (× 270); *3:* secretory portion (× 670); *4:* luminal surface of secretory cells with microvilli, beginning of the macro-apocrine secretion (× 600); *5:* macro-apocrine protrusion of secretory cells (× 900)

plasmalemma presented only a few short microvilli, but was generally distinctly fenestrated. Sometimes the secretory cells had lost large parts of the cytoplasm, and only the basal nucleus remained. In addition, the secretory epithelium showed empty pits, as if single cells had been discharged completely. The dilatations of the excretory ducts were lined by flat cells covered with several short microvilli.



Figs. 6–9. SEM of the anal glands of the pig. *6:* overall view of alveolar secretory portion (× 1650); *7:* secretory epithelial cells with empty cavity of discharged cell (× 4200); *8:* fenestrated luminal plasmalemma of secretory cells (× 8000); *9:* saccular dilatations with secretion (× 400)

Histochemical observations

The tubular apocrine glands of the perianal skin and the anal glands of the pig generally showed vivid positive reactions when tested for different carbohydrate groupings (table, figs. 10–17 and 18–24). These reactions were strongest in the luminal secretion, especially in that of the saccular dilatations (reservoirs) of the excretory ducts, but also in the epithelial cells, where the cytoplasm contained several stained granules. Strongly positive staining could also be seen in the secretion found between the lamellae of the stratum corneum and on the skin surface. The connective tissue sheath of both gland types reacted only very weakly to moderately for complex carbohydrates.

The secretory cells and the luminal secretion reacted positively for PAS as well as AB (pH 1.0 and 2.5), DI-FCY, and AB (pH 2.5)-PAS. Enzyme digestion controls showed that the intensity of the AB (pH 2.5) reaction was weaker after sialidase, but was not noticeably weaker after hyaluronidase digestion. α-amylase digestion did not diminish the intensity of PAS staining. Mild and active methylations weakened all AB stainings, while sulphation increased the intensity of the AB (pH 1.0) reaction.

The secretory epithelial cells and the luminal secretions showed positive but varying staining intensities following the application of lectins. In these cells and secretions of the apocrine perianal skin glands, relatively strong reactions were confined to PO- Con A-, -RCA-1-, -WGA-, and -DBA-DAB, while in the anal glands moderate to strong reactions were only recognized after PO- Con A-, -RCA-1-, -WGA-, and -LPA-DAB reactions. In the control experiments for PO-lectin-DAB staining procedures, the addition of particular saccharides to the PO-lectin solution diminished greatly or nearly abolished the positive PO-lectin reactions throughout all the tissue structures examined.

The tetrazonium reaction was strongest in the secretory cells and was somewhat weaker in the luminal secretions of both gland types.

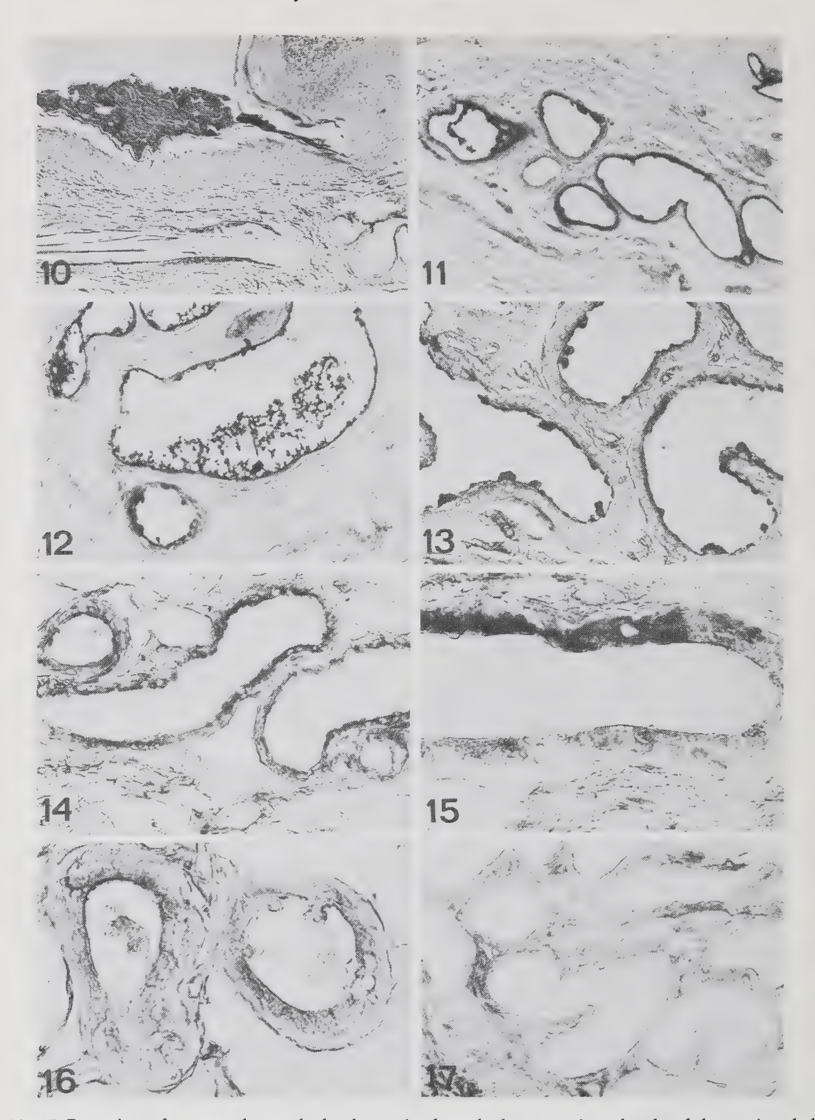
The epithelial cells of the saccular dilatations (reservoirs) of the excretory ducts generally reacted only very weakly to weakly for the histochemical procedures applied.

Table

Carbohydrate histochemical reactions in the glands of the anal region of the pig

Staining reactions	Apocrine perianal skin glands – secretory portion		Anal glands – secretory portion	
	secretory epith. cells	luminal secretion	secretory epith. cells	luminal secretion
PAS	+/++	++/+++	+++	++/+++
AB (pH 1.0)	+/++	++/+++	+/++	++/+++
AB (pH 2.5)	+/++	++/+++	++/+++	++/+++
DI-FCY	++	+++	++/+++	+++
AB (pH 2.5)-PAS	++/+++	++/+++	++/+++	++/+++
AMYL-PAS	+/++	++/+++	++/+++	++/+++
SIAL-AB (pH 2.5)	+	++	+	+
HYAL-AB (pH 2.5)	+/++	++	++/+++	++/+++
MM-AB (pH 1.0)	+	+	+	+/++
MM-AB (pH 2.5)	+	++	+	(+)
AM-AB (pH 1.0)	(+)	(+)	(+)	(+)
AM-AB (pH 2.5)	+	+	+	+
MM-S-AB (pH 1.0)	+	++	+/++	++
MM-S-AB (pH 2.5)	+	++/+++	+	+/++
AM-S-AB (pH 1.0)	–	+	–	(+)
AM-S-AB (pH 2.5)	+	++	+	++
SUL-AB (pH 1.0)	++	+++	++	+++
PO-Con A-DAB	++/+++	++/+++	++	++
PO-PNA-DAB	+	+	+	+
PO-RCA-1-DAB	+/++	+/++	++/+++	++/+++
PO-UEA-1-DAB	(+)	(+)	+	++
PO-DBA-DAB	+/++	+/++	(+)	(+)
PO-WGA-DAB	+/++	++	++/+++	++/+++
PO-LPA-DAB	+	+	++	++
TZ	++/+++	++	++/+++	++/+++

Reaction intensities: (+) = very weak, + = weak, ++ = moderate, +++ = strong, – = no reaction visible. For abbreviations of staining reactions see Materials and Methods.

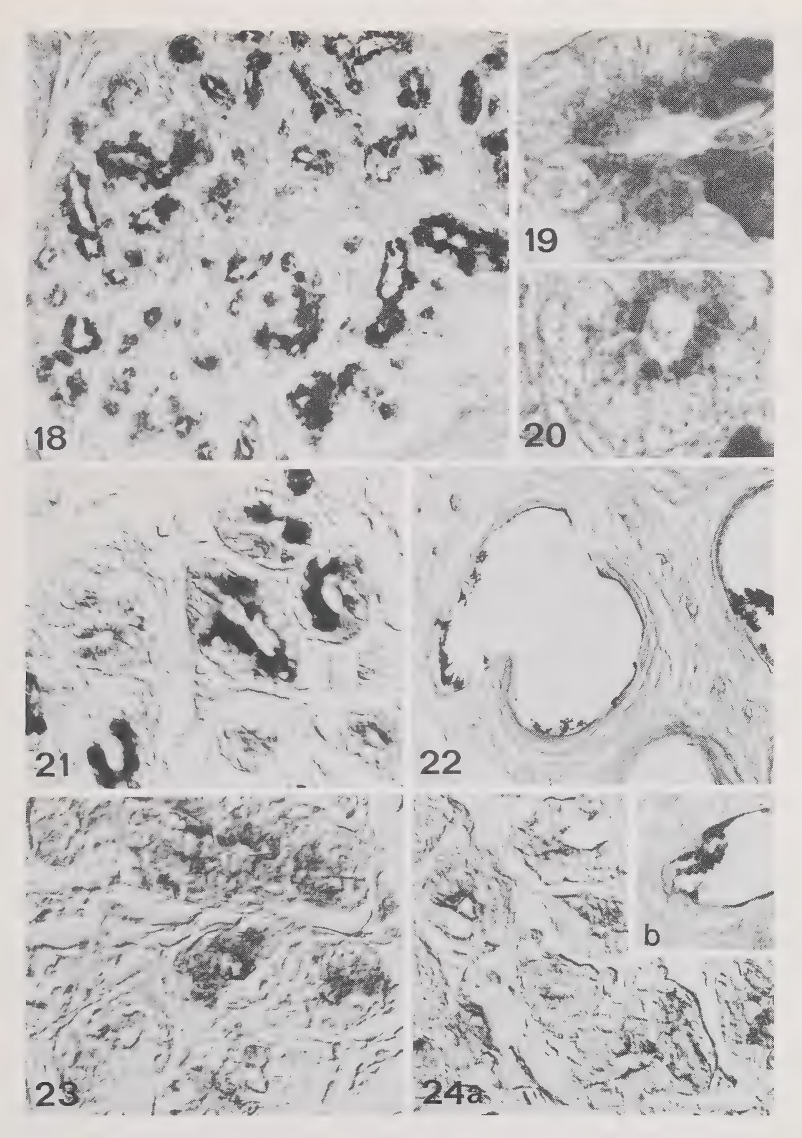


Figs. 10–17. Reactions for complex carbohydrates in the tubular apocrine glands of the perianal skin of the pig. *10:* strong positive reaction of secretion on the skin surface, DI-FCY (× 130); *11:* PAS reaction (× 120); *12:* AB-PAS reaction (× 170); *13:* PO-Con A-DAB (× 260); *14:* PO-RCA-1-DAB (× 200); *15:* PO-PNA-DAB (× 440); *16:* PO-DBA-DAB (× 450); *17:* PO-LPA-DAB (× 230)

Discussion

The SEM-methods used in the course of this study yielded satisfactory results where the surface morphology of the glandular epithelia was concerned. It was not necessary to apply critical point drying, but it was important that the material was allowed to air dry very slowly after xylene immersion (see also Meyer and Neurand 1982). Comparative observations have been reported by Liepins and De Harven (1978) using single cell layers.

Scanning electron microscopy of the tubular glands of the perianal skin of the pig



Figs. 18–24. Reactions for complex carbohydrates in the anal glands of the pig. *18–20:* strong positive PAS reactions in apical cytoplasm of secretory cells and in glandular secretion, *18:* × 170, *19–20:* × 1700; *21:* strong AB (pH 2.5) reaction (× 410); *22:* AB-PAS reaction in secretion of dilatations (× 260); *23:* PO-UEA-1-DAB (× 280); *24:* PO-WGA-DAB, a: gland (× 270), b: dilatation (× 250)

revealed typical cytoplasmic protrusions of the macro-apocrine type in the cells of the secretory epithelium. This type of secretion has also been observed in human axillary apocrine glands (Wilborn and Montes 1978; Inoue 1979) and in human ceruminous glands (Kurosumi and Kawabata 1976; Testa-Riva and Puxeddu 1980). In contrast to the findings on human apocrine sweat ducts (Kurosumi 1977), however, the luminal cells of the saccular dilatations of the tubular gland ducts clearly showed numerous microvilli.

Typical apocrine protrusions were not found in the secretory cells of the anal glands. Here the fenestrated luminal cellular plasma membrane probably indicates an eccrine

secretory mechanism while the loss of large amounts of cytoplasma and/or of whole cells may indicate a holocrine secretory mechanism. Thus, the SEM-results on the anal glands of the pig partly confirm the TEM observations of Kühnel (1971b) on the proctodeal glands of the rabbit. In our opinion, a final conclusion on the method of secretion of the anal glands seems to be very difficult to arrive at. The relatively high secretion rates of these glands also support the view of a very intensive apocrine secretion of holocrine character and/or the possibility of several secretory mechanisms occuring in one gland, with a change of mechanism with change in secretory rate (see also Braun-Falco and Rupec 1968; Schaumburg-Lever and Lever 1975).

The well established histochemical properties of PAS, AB (pH 1.0), AB (pH 2.5), DI-FCY, AB (pH 2.5)-PAS, TZ, and the controls applied, indicate that both neutral and acidic glycoproteins are present in the secretory cells and the luminal secretion of the gland types investigated. The acidic glycoproteins include small amounts of sialic acid in the apocrine perianal skin glands, and greater amounts of sialic acid in the anal glands. The controls digested with α-amylase reveal that the glands probably do not contain glycogen. This agrees with findings for the tubular apocrine glands of the hairy skin of the pig (Tsukise and Meyer 1983) as well as with those for the anal glands of other mammals (Bertolini et al. 1970; Kühnel 1971a; Meyer and Neurand 1981).

The distribution of complex carbohydrates in perianal apocrine glands is, to some degree, different from that of the hairy skin and snout of the pig, the glands of the perianal skin containing somewhat higher amounts of acidic glycoproteins (Tsukise and Meyer 1983; Tsukise et al. 1983). However, while scrotal skin glands contain no sialic acid (Tsukise and Yamada 1981), there are otherwise clear parallels with the results for perianal apocrine glands. Our results for pig anal glands are very similar to those reported for these glands in the dog (Meyer and Neurand 1981), though the pig glands show greater amounts of neutral and acidic mucus glycoproteins. In contrast to these observations, it was not generally possible to demonstrate these complex carbohydrates in the proctodeal glands of the rabbit (Bertolini et al. 1970; Kühnel 1971a).

The reaction intensities of the PO-lectin-DAB procedures demonstrated varying amounts of particular saccharide residues in the secretory cells and the luminal secretion of both gland types investigated. These findings confirm the presence of neutral glycoproteins, which usually contain: α-D-mannose, α-D-glucose, β-D-galactose, and N-acetyl-D-glucosamine. The positive reaction for LPA proves that sialic acid is also present. When the two gland types are compared it appears that there is a difference in the proportions of the saccharide components above mentioned, a result which may indicate that slightly different types of glycoprotein occur in the secretion of the different glands.

Our study supports the view that the apocrine glands in the perianal skin as well as the anal glands (proctodeal glands) of the pig produce considerable quantities of mucus containing both neutral and acidic glycoproteins. In relation to the apocrine perianal skin glands it seems important to note that this mucus is distributed as a distinct layer on the surface of this body region. Here it probably functions to prevent drying of the relatively sparsely haired perianal skin, and eventually opposes the proliferation of pathogenic microorganisms (see e.g. Jarrett 1980; Silberberg and Meyer 1982). The secretion of the anal glands may be of specific importance for the mucous moistening of the faeces (see also Mladenowitsch 1907; Grau 1935; Meyer and Neurand 1981).

It is possible that the mucus of both gland types is partly degraded by microorganisms in the saccular dilatations (reservoirs) of the glands. In this way volatile odorous substances can be released onto the anal skin and the faeces, which may have specific meanings in intraspecific communication, e.g. for territorial behaviour, as has been demonstrated by observations on the structure and function of glands in the anal region of other mammalian species (see e.g. Ralls 1971; Eisenberg and Kleiman 1972; Mykytowicz and Goodrich 1974; Mykytowicz et al. 1976; Hesterman et al. 1976; Albone 1977; Albone et al. 1978;

Meyer and Neurand 1981; Neurand and Meyer 1982). Territorial scent marking by deposition of faeces has been regularly observed in wild pigs (Meynhardt 1978). Domestic pigs obviously still show this behaviour, though in a somewhat irregular and less distinct manner (Altmann 1969; Signoret et al. 1975).

Acknowledgement

The skillful technical SEM assistance of Mrs. Käthe Franke, Institut für Pathologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, is gratefully acknowledged.

Zusammenfassung

SEM und kohlenhydrathistochemische Aspekte der Drüsen in der Analregion des Schweines

Es wurden die rasterelektronenmikroskopische Struktur und die Kohlenhydrathistochemie der tubulösen Hautdrüsen des Perianalbereiches sowie der Analdrüsen (Protodealdrüsen) von 4 juvenilen Hausschweinen (30–40 kg) untersucht. Die tubulösen Hautdrüsen zeigten ein sekretorisches Epithel mit apikalen Zytoplasmaausstülpungen und große Erweiterungen der Ausführungsgänge. Den Analdrüsen fehlten entsprechende Ausstülpungen der sekretorischen Zellen, deren lumenständige Zellwände jedoch deutlich gefenstert waren.

Die sekretorischen Zellen und das Sekret im Lumen der untersuchten Drüsen enthielten neutrale und saure Glykoproteine mit einem geringen Anteil an Sialinsäuren in den tubulösen Hautdrüsen und einem höheren Anteil an Sialinsäuren in den Analdrüsen. Die Reaktionsintensitäten der PO-Lektin-DAB-Verfahren zeigten unterschiedliche Anteile an spezifischen Zuckerresten in den neutralen Glykoproteinen.

Die Resultate verweisen auf einen apokrinen Sekretionsmodus in den tubulösen Hautdrüsen der Perianalregion und auf einen ekkrinen oder holokrin-apokrinen Sekretionsmodus in den Analdrüsen. Die beiden Drüsentypen enthalten offenbar unterschiedliche Spektren an Mukusglykoproteinen. Die Beobachtungen werden in Beziehung zur Duftmarkierung im Rahmen des Territorialverhaltens der Schweine diskutiert.

Literature

Albone, E. (1977): Ecology of mammals – a new focus for chemical research. Chem. Brit. **13**, 92–99, 112.

Albone, E. S.; Gosden, P. E.; Ware, G. C.; MacDonald, D. W.; Hough, N. G. (1978): Bacterial action and chemical signalling in the Red Fox *(Vulpes vulpes)* and other mammals. ACS Symp. Ser., No. **67**, 78–91.

Altmann, D. (1969): Harnen und Koten bei Säugetieren (Neue Brehm Bücherei, H. 404). Wittenberg: A. Ziemsen.

Bertolini, R.; Pabst, R.; Gabler, W. (1970): Histochemische Untersuchungen der Analdrüsen des Kaninchens. Morph. Jb. **114**, 329–336.

Braun-Falco, O.; Rupec, M. (1968): Apokrine Schweißdrüsen. In: Handbuch der Haut- und Geschlechtskrankheiten, Ergw. I/1. Ed. by O. Gans and G. K. Steigleder. Berlin, Heidelberg, New York: J. Springer. 265–338.

Calhoun, M. L.; Stinson, A. W. (1976): Integument. In: Textbook of veterinary histology. Ed. by H. D. Dellmann and M. E. Brown. Philadelphia: Lea and Febiger. 459–493.

Collard, J. G.; Temmink, J. H. M. (1974): Binding and cytochemical detection of cell-bound concanavalin A. Exp. Cell Res. **86**, 81–86.

Culling, C. F. A. (1974): Handbook of histopathological and histochemical techniques. 3rd ed. London, Boston: Butterworths.

Eisenberg, J. F.; Kleiman, D. G. (1972): Olfactory communication in mammals. Ann. Rev. Ecol. Syst. **3**, 1–32.

Grau, H. (1935): Der After von Hund und Katze unter biologischen und praktischen Gesichtspunkten. Tierärztl. Rundsch. **41**, 351–354.

Hesterman, E. R.; Goodrich, B. S.; Mykyrowicz, R. (1976): Behavioral and cardiac responses of the rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, to chemical fractions from anal gland. J. Chem. Ecol. **2**, 25–37.

Inoue, T. (1979): Scanning electron microscopic study of the human axillary apocrine glands. J. Dermatol. **6**, 299–308.

Jarrett, A. (1980): The properties of mucus. In: The physiology and pathophysiology of the skin. Ed. by A. Jarrett, vol. **6**. London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco: Academic Press. 1913–1928.

Kiernan, J. A. (1975): Localization of α-D-glycosyl and α-D-mannosyl groups of mucosubstances with concanavalin A and horseradish peroxidase. Histochemistry **44**, 39–45.

Kühnel, W. (1971a): Die Glandulae rectales (Proctodaealdrüsen) beim Kaninchen. Z. Zellforsch. **118**, 127–141.

— (1971b): Die Glandulae rectales (Proctodaealdrüsen) des Kaninchens. Elektronenmikroskopische Untersuchungen. Z. Zellforsch. **122**, 574–583.

Kurosumi, K. (1977): Fine structure of the human sweat ducts of eccrine and apocrine types. Arch. histol. jap. **40**, 203–224.

Kurosumi, K.; Kawabata, I. (1976): Transmission and scanning electron microscopy of the human ceruminous apocrine gland. I. Secretory glandular cells. Arch. histol. jap. **39**, 207–229.

Leppi, T. J. (1968): Morphochemical analysis of mucous cells in the skin and slime glands of hagfishes. Histochemie **15**, 68–78.

Liepins, A.; De Harven, E. (1978): A rapid method for cell drying for scanning electron microscopy. SEM **2**, 37–43.

Meyer, W.; Neurand, K. (1981): Untersuchungen zur Histochemie der Glandulae anales des Hundes. Zbl. Vet. Med. **A 28**, 420–425.

— (1982): Scanning electron microscopy of the skin of the pig. Zbl. Vet. Med. **C 11**, 375.

Meynhardt, H. (1978): Schwarzwild-Report. Melsungen, Berlin, Basel, Wien: J. Neumann-Neudamm.

Mladenowitsch, L. (1907): Vergleichende anatomische und histologische Untersuchungen über die Regio analis und das Rectum der Haussäugetiere. Leipzig: Diss. med. vet.

Mykytowicz, R.; Goodrich, B. S. (1974): Skin glands as organs of communication in mammals. J. invest. Derm. **62**, 124–131.

Mykytowicz, R.; Hesterman, E. R.; Gambale, S.; Dudzinski, M. L. (1976): A comparison of the effectiveness of the odors of rabbits, *Oryctolagus cuniculus*, in enhancing territorial confidence. J. Chem. Ecol. **2**, 13–24.

Neurand, K.; Meyer, W. (1982): Die Drüsen der Analregion des Hundes. Tierärztl. Prax. **10**, 243–252.

Ortmann, R. (1960): Die Analregion der Säugetiere. In: Handbuch der Zoologie. Ed. by J. G. Helmcke, H. von Lengerken, D. Starck. Berlin: De Gruyter. Bd 8, Teil 3 (7), 1–68.

Pearse, A. G. E. (1968): Histochemistry. Theoretical and Applied. 3rd ed. Vol. 1. London: Churchill.

Ralls, K. (1971): Mammalian scent marking. Science **171**, 443–449.

Schaffer, J. (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung ihres histologischen Aufbaues und Bemerkungen über die Proktodäaldrüsen. Berlin, Wien: Urban und Schwarzenberg.

Schaumburg-Lever, G.; Lever, W. F. (1975): Secretion from human apocrine glands: An electron microscopic study. J. invest. Dermat. **64**, 38–41.

Signoret, J. P.; Baldwin, B. A.; Fraser, D.; Hafez, E. S. E. (1975): The behaviour of swine. In: The behaviour of domestic animals. 3rd ed., Ed. by E. S. E. Hafez. London: Baillière Tindall. 295–329.

Silberberg, A.; Meyer, F. A. (1982): Structure and function of mucus. In: Mucus in health and disease. Vol. II. Ed. by E. N. Chantler, J. B. Elder, M. Elstein, New York, London: Plenum Press. 53–73.

Starck, D. (1982): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd 3. Berlin, Heidelberg, New York: J. Springer.

Stoward, P. J.; Spicer, S. S.; Miller, R. L. (1980): Histochemical reactivity for peanut lectin-horseradish peroxidase conjugate. J. Histochem. Cytochem. **28**, 979–990.

Testa-Riva, F.; Puxeddu, P. (1980): Secretory mechanisms of human ceruminous glands: A transmission and scanning electron microscopic study. Anat. Rec. **196**, 363–372.

Tsukise, A.; Meyer, W. (1983): Histochemistry of complex carbohydrates in the hairy skin of the domestic pig. Histochem. J. (in press).

Tsukise, A.; Yamada, K. (1981): The histochemistry of complex carbohydrates in the scrotum of the boar. Histochemistry **72**, 511–521.

Tsukise, A.; Meyer, W.; Schwarz, R. (1983): Histochemistry of complex carbohydrates in the skin of the pig snout, with special reference to eccrine glands. Acta anat. (in press).

Wilborn, W. H.; Montes, L. F. (1978): Scanning electron microscopy of axillary apocrine sweat glands. SEM **2**, 245–252.

Yamada, K. (1973): The effect of digestion with Streptomyces hyaluronidase upon certain histochemical reactions of hyaluronic acid-containing tissues. J. Histochem. Cytochem. **21**, 794–803.

Yamada, K.; Shimizu, S. (1976): Concanavalin A-peroxidase-diaminobenzidine (con A-PO-DAB)-alcian blue (AB). A reliable method for dual staining of complex carbohydrates. Histochemistry **47**, 159–169.

— (1977): The histochemistry of galactose residues of complex carbohydrates as studied by peroxidase-labeled Ricinus communis agglutinin. Histochemistry **53**, 143–156.

— (1979): The use of peroxidase-labelled Limulus polyphemus agglutinin for the histochemistry of sialic acid-containing glycoproteins in light microscopy. Histochem. J. **11**, 457–471.

Author's addresses: Dr. WILFRIED MEYER, Institut für Zoologie, Dr. KLAUS NEURAND, Anatomisches Institut der Tierärztlichen Hochschule, Hannover, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover 1 (FRG); Prof. Dr. AZUMA TSUKISE, Department of Veterinary Anatomy, College of Agriculture and Veterinary Medicine, Nihon University, Tokyo (Japan)

BEKANNTMACHUNG

Field Research in Madagascar

On 1 and 2 February, 1983, 26 biologists and conservationists from six different countries gathered in Jersey (British Isles) to discuss how foreign scientists could contribute to nature conservation in Madagascar. Also present was Mme. BERTHE RAKOTOSAMIMANANA, Director, Department of Scientific Research in the Ministry of Higher Education and Scientific Research of The Malagasy Republic.

The wishes of the Malagasy government are that individual scientists should not make application to conduct research directly to the Department of Scientific Research, but rather that applications be made through an external advisory group and that, although proposals on a wide and varied range of topics are welcome, each should be partially oriented towards nature conservation in Madagascar.

On the advice of the Malagasy authorities the participants to the meeting produced a formal document in conjunction with the Representative of World Wildlife Fund-International in Madagascar (whose on site conservation efforts are now official governmental policy), which describes how research by foreigners should aid nature conservation. The participants to the meeting compiled an international list of consultants with diverse fields of interest in Madagascar. From that list they elected seven biologists to form the International Advisory Group of Scientists (IAGS), whose duties (also described in the formal document) are to review and send on research proposals to Madagascar for final deliberation by the Department of Scientific Research.

The IAGS consists of established scientific investigators who are in a position to cooperate effectively in identifying the urgent conservation needs of Madagascar. The group is constituted for a period of three years from 1st March, 1983, the date that the Malagasy authorities signed this document. The IAGS does not provide financial assistance for research projects.

If you want more information about the constitution and duties of the IAGS or about how to apply to conduct research in Madagascar, please write to a member of the IAGS from your region:

Dr. ROLAND ALBIGNAC, Faculté des Sciences, Laboratoire de Zoologie et Ecologie Animale, Universite de Besançon, F-25000 Besançon, France.

Dr. LEE DURRELL, Jersey Wildlife Preservation Trust, Les Augrès Manor, Trinity, Jersey, Channel Islands (via U. K.).

Dr. ALISON JOLLY, The Rockefeller University, 1230 York Avenue, New York, N. Y. 10021, USA.

Dr. Bernd-Ulrich Meyburg, ICBP Groupe Specialiste des Rapaces, Bockumer Straße 289, D-4000 Düsseldorf 34, West Germany.

Dr. Jean-Jacques Petter, Museum National d'Histoire Naturelle, Ecologie Generale, 4 Ave du Petit Château, F-91800 Brunoy (Essonne), France.

Dr. Peter Raven, Director, Missouri Botanical Garden, P. O. Box 299, St. Louis/Missouri 63166 USA.

Dr. Alison Richard, Dept. of Anthropology, 2114 Yale Station, Yale University New Haven, Connecticut 06520, USA.

BUCHBESPRECHUNGEN

Immelmann, K.; Barlow, G. W.; Petrinovich, L.; Main, M. (Hrsg.): **Verhaltensentwicklung bei Tier und Mensch.** Berlin und Hamburg: Paul Parey 1982. 834 S., 89 Abb., 20 Tab. DM 98,–. ISBN 3-489-61836-X.

Das vorliegende Buch stellt das Ergebnis des Bielefeld-Projektes dar, einer neunmonatigen interdisziplinären Tagung zur Verhaltensentwicklung mit namhaften Wissenschaftlern der Biologie und Psychologie aus dem In- und Ausland. Das Buch enthält Einzeldarstellungen zu den Komplexen: Theoretische und methodologische Fragen; frühe Prozesse und Genetik; Spiel, Bewegung und Ordnung; Phasenspezifität, vergleichende Aspekte; soziale Prozesse bei Kindern. Vorangestellt ist ein Kapitel, in welchem die Herausgeber die Ergebnisse der Tagung übersichtlich zusammenfassen, Ausblicke darlegen und die Bedeutung der Erforschung von Prozessen in der Verhaltensentwicklung betonen. Zusätzlich wird eine Orientierung des Lesers durch Einführungen zu den Kapiteln erleichtert, in welchen auf die behandelten Probleme verwiesen wird. Kernprobleme wie Anlage/Umwelt (nature/nurture), Kontinuität/Diskontinuität, Plastizität, Phasenspezifität etc. werden vielfach beleuchtet. Das Buch zeigt eine Fülle von Aspekten auf. Es macht deutlich, daß es sich um keinen abgeklärten Themenbereich handelt. Es ist ein wichtiger Beitrag, der als eine Herausforderung zu zukünftiger Betätigung für Ethologen, Hirnforscher, Genetiker und Psychologen bewertet werden kann.

D. Kruska, Kiel

Rudolph, W.; Kalinowski, T.: **Das Hauskaninchen**. Die Neue Brehm-Bücherei 555. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen 1982. 124 S., 65 Abb. DM 16,–.

Ziel dieses Brehm-Bändchens ist, der Tatsache Rechnung zu tragen, daß der Nutzung des Hauskaninchens als Modelltier in der Human- und Haustiergenetik sowie in verschiedenen Zweigen der biomedizinischen Forschung hohe Bedeutung zuzumessen ist. In solcher Blickrichtung werden wichtige Tatsachen zur Fortpflanzungsbiologie, Vererbung, Züchtung, Haltung und über die Rassen, deren Geschichte und Eigenarten, in klarer, knapper Form dargestellt. Bemerkenswert und wertvoll ist, daß nicht nur die Genetik der Fellfarben und Haareigenarten zusammengestellt sind, sondern auch genetisch bedingte Defekte und der Erbgang quantitativer Merkmale sorglich erörtert werden. So verdient das Buch über Züchterkreise hinaus ein allgemeineres biologisches Interesse.

W. Herre, Kiel

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 248,– DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 45,– DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Vol. 48 (5), 257–320, Oktober 1983 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Prof. Dr. Dieter Kruska, Institut für Haustierkunde, Biologie-Zentrum, Neue Universität, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

Z. Säugetierkunde 48 (1983) 5, 257–320
InterCode: ZSAEA 7 48 (5), 257–320 (1983)

Mit einer Beilage des Verlages Paul Parey

An die Leser der Zeitschrift für Säugetierkunde

Aufgrund der weltweiten Rezession der Wirtschaft sind die Anschaffungs-Etats vieler wissenschaftlicher Bibliotheken für 1984 deutlich gekürzt worden. Die Zahl der von der jeweiligen Bibliothek abonnierten wissenschaftlichen Forschungszeitschriften wird reduziert werden. Damit sinkt die Verkaufsauflage der einzelnen Zeitschrift, die von Abbestellungen betroffen ist. Bei sinkender Verkaufsauflage steigen die Einzelstückkosten der Zeitschrift und damit die Preise – weitere Abbestellungen und damit der wirtschaftliche Zusammenbruch der Zeitschrift können die Folge sein.

Der einzelne Leser hat diese Situation bisher kaum erkannt, da er in vielen Fällen schon heute nicht die Original-Zeitschrift benutzt, sondern von seiner Bibliothek anstelle des Original-Exemplars Xerokopien erhält.

Man muß sich aber bewußt machen, daß die wissenschaftliche Forschungszeitschrift als das zentrale Medium für Befund-Dokumentation und internationalen Informationsaustausch weder heute noch in absehbarer Zukunft durch andere Medien ersetzbar ist. Weder Mikrofilm-Archive noch elektronische Non-Print-Medien sind eine Alternative.

Wenn Sie unserer Argumentation soweit gefolgt sind, werden Sie uns zustimmen, daß auch die ökonomischen Voraussetzungen für ein Überleben der wissenschaftlichen Forschungszeitschriften geschaffen werden müssen. Dies läßt sich am einfachsten erreichen, wenn – wie erläutert – verhindert wird, daß Zeitschriften durch Bibliotheken abbestellt werden.

Unser heutiger Aufruf an Sie ganz persönlich geht dahin, daß Sie möglichst bald mit Ihrem Bibliothekar sprechen und ihm deutlich machen, daß die schnelle Verfügbarkeit der Zeitschrift innerhalb Ihrer Bibliothek für die Effektivität Ihrer Forschungsarbeit sowie für die Ausbildung des wissenschaftlichen Nachwuchses von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Wir hoffen auf einen Erfolg unserer gemeinsamen Bemühungen.

Die Herausgeber — Verlag Paul Parey

To the Readers of the International Journal of Mammalian Biology

Because of worldwide recession, the acquisition budget of many scientific libraries decreases considerably in 1984. The number of scientific research journals, subscribed by libraries, will be reduced, thereby also the edition-run of the individual journals affected by the cancellation. By decreasing edition-runs, the cost per copy increases and consequently the retail price – more cancellations and finally the economic failure will follow.

The individual reader has not yet recognized the situation because in many cases, he does not use the original journal but gets a photostat of the original copy from the library.

We have to realize, however, that the scientific research journal as the central medium

for documentation of research results and international exchange of information cannot be replaced today or in the near future by any other medium. Neither micro-film archives nor electronic non-print media are alternatives.

If you have followed our line of reasoning thus far, you have to agree that in order for scientific research journals to survive, economic basic requirements must be organized. The easiest way would be, as we have explained, when libraries can be prevented from cancelling their subscriptions.

Our appeal today to you personally is to the effect that you go to your librarian as soon as possible and explain to him or her that the availability of the journal at your library is essential for the efficacy of your research work.

We do hope that our joint efforts will be successful.

THE EDITORS VERLAG PAUL PAREY

Über den Igel *(Erinaceus algirus)* der Kanarischen Inseln

Von R. Hutterer

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Eingang des Ms. 28. 3. 1983

Abstract

On the hedgehog (Erinaceus algirus) of the Canary Islands

Studied the distribution and morphological variation of the Canary hedgehog. According to early reports the colonization of the islands took place in 1892, when a pair of hedgehogs was brought from Cap Juby (Morocco) to the island of Fuerteventura, from where the species was probably shipped to other islands. On Tenerife a hedgehog was observed first in 1903. The current distribution of the species comprises the four larger islands of the archipelago, Lanzarote, Fuerteventura, Grand Canaria and Tenerife. On the smaller islands of the western group (Gomera, El Hierro, La Palma) no traces of hegehogs were found. Colour variation is very striking on all four islands, probably due to the lack of predation. In body and skull measurements the Canary hedgehogs are very similar to northern African populations. No separate subspecies can be recognized for the Canary hedgehog, although there is some subspecific variation within the species. Its overall distribution and variation is discussed.

Einleitung

Fragen nach Verbreitung und Artzugehörigkeit der die Kanarischen Inseln bewohnenden Igelform waren schon mehrfach Gegenstand kurzer Beiträge (Thomas 1915; Herter 1972; Niethammer 1972; Schwabe 1979), bis heute ist jedoch weder ihre genaue Verbreitung noch ihre Herkunft bekannt. In einer moderneren Fauna der Inseln (Santos Guerra 1977) wird der „erizo de tierra" zwar erwähnt, zugleich aber konstatiert, daß genaue Informationen – auch über die anderen Säugetiere der Kanaren – nicht vorliegen. Baez (1982) nennt, unter Bezug auf Herter (1972) und Niethammer (1972), zwei verschiedene Igel-Gattungen und fügt hinzu, man wisse nicht, ob die Anwesenheit von Igeln auf den Kanaren auf menschliche Aktionen zurückzuführen sei oder nicht. Im folgenden soll näher auf die Verbreitung und Variabilität der Igel eingegangen werden; eine Antwort auf die Frage nach ihrer Herkunft fand ich, wie so oft, beim Studium der älteren Literatur.

Zur Besiedlungsgeschichte

Fossile oder subfossile Reste von Igeln sind bis heute von den Kanarischen Inseln nicht bekannt (Garcia Cruz und Marrero Rodriguez 1979), eine bewußte oder zufällige Einschleppung ist daher das Wahrscheinlichste. Der erste mir bekannte Hinweis auf ein Vorkommen von Igeln auf den Kanaren stammt von dem österreichischen Ornithologen R. von Thanner (1913: 632); in seinem Bericht über die Kragentrappe der Insel Fuerteventura nennt er den Igel als möglichen Eiervertilger. Im selben Jahr, am 9. Mai 1913, sammelte der britische Ornithologe D. A. Bannerman anläßlich eines Besuches von Fuerteventura „two hedgehogs of a new species" (Bannerman 1914: 235). Dessen Bericht, vor allem sein ornithologischer Teil, regte von Thanner (1915: 86) zu einer Erwiderung an. von Thanner lebte rund siebzehn Jahre (1902–1919) in Vilaflor (Tenerife) und besuchte von dort aus mehrfach die Insel Fuerteventura (von Thanner 1915: 89). Zu

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4805-0257 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 257–265

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

seiner Zeit war er einer der gründlichsten Kenner der Kanarischen Vogelwelt. Glücklicherweise wurde er durch Bannermans Erwähnung einer angeblich neuen Igelart veranlaßt, seine eigenen Kenntnisse über dieses Tier bekanntzumachen. Sie werden hier im Wortlaut wiedergegeben (von Thanner 1915: 93–94):

„Da Bannerman auch auf eine neue Igelform verweist, ohne die näheren Daten anzugeben, möchte ich darauf bemerken, daß ich laut einer völlig einwandfreien Information in der Lage bin, das Jahr der Einführung und seine Herkunft, sowie den Namen des Einführers bekannt zu geben. Im Jahre 1892 wurden von einem bei Cap Juby (gegenüberliegende Küste Afrikas) in einer Faktorei beschäftigten Manne, namens Franzisco Garcia, 2 Igel (I Paar) nach Fuerteventura gebracht. Diese vermehrten sich dort sehr rasch und sind die Stammväter dieser Art. Leider werden diese Tiere von den Einwohnern alle erschlagen, soweit sie ihrer habhaft werden. Sie werden als große Schädlinge der Maiskulturen betrachtet. Da der Einwohner bei jedem Tiere nur den Schaden – nie aber den Nutzen zu sehen gewohnt ist, wird alles vertilgt.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich auch gleich feststellen, daß der Igel öfters von Besuchern Fuerteventuras als ‚Rarität' und Geschenk nach anderen Inseln gebracht wird. Da der Einwohner ein großer Freund alles Neuen ist, wird das Tier allgemein bestaunt und bildet es und sein Eigentümer den Gesprächsstoff des Ortes. Ist die Schaulust genügend befriedigt, vergißt der Eigentümer die Fütterung desselben und nolens volens muß sich das Stacheltier seine Nahrung selbst suchen. Dabei geschieht es leicht, daß sich die Tiere verlaufen und so wird wohl einmal eine oder die andere Insel mit ihnen bevölkert werden. Von Tenerife sind mir persönlich 2 solcher Fälle bekannt. Im Jahre 1903 wurde im April ein Igel vom Waldaufseher des Ortes Vilaflor in der Nähe des ‚Tornahito' (Berg bei Vilaflor), ca. 2200 m ü. d. M. gelegen, mit der langen Spitze des hier üblichen Bergstockes durchbohrt und im Triumphe nach dem Orte gebracht. Er war von den Kaninchenhunden gestellt worden.

Im Jahre 1914 wurde im März ein Igel an der Küste Granadillas von einem Ziegenhirten gefangen und in diesem Zustande aufbewahrt."

Offenbar in Unkenntnis dieser erschöpfenden Mitteilungen beschrieb O. Thomas (1915) eine neue Subspecies, *Erinaceus algirus caniculus*, nach den beiden von Bannerman aus Toston, Fuerteventura, mitgebrachten Igeln. Diese „Unterart" wird noch heute in systematischen Listen geführt und als valide betrachtet (Ellerman und Morrison-Scott 1951; Corbet 1974).

Der durch von Thanner genannte Herkunftsort der Igel Cap Juby (= Cabo Juby, 27.59 N, 12.54 W) liegt nahe der Stadt Tarfaya an der Südspitze Marokkos. Als Ankunftsort auf Fuerteventura kann man wohl den damals einzigen größeren Hafen von Puerto Cabra (heute: Puerto del Rosario) annehmen. Elf Jahre später datiert die erste Beobachtung eines Igels auf Tenerife (Abb. 1). Koenig (1890), der diese Insel in zoologischer Hinsicht erforschte, erwähnt den Igel noch nicht, was gut mit von Thanners Angaben in Einklang steht. Erwähnenswert ist auch die Auskunft einer Bewohnerin der Insel Gran Canaria, die von Herter (1972) zitiert wird: „Es gibt Leute, die sagen, daß es früher keine Igel auf der Insel gegeben habe, bis ein Mann ein Paar irgendwoher mitgebracht habe."

Material und Methoden

Verbreitungsdaten und Material sammelte ich überwiegend auf einer sechswöchigen Reise (1. 5.–12. 6. 1981), bei der alle größeren Inseln mit Ausnahme von Hierro besucht wurden. Gesammelt wurden hauptsächlich Straßenopfer, soweit sie konservierbar waren. Weitere sieben Wochen weilte ich in den Jahren 1981 und 1982 auf den Inseln La Gomera und El Hierro. Das gesammelte Material ist im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig in Bonn (= ZFMK) deponiert. Außerdem konnte ich Material aus den Sammlungen des Senckenberg-Museums in Frankfurt (= SMF) einbeziehen. Im Februar 1983 untersuchte ich den Holotypus von *Erinaceus krugi* Peters, 1877, der sich im Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin (= ZMB) befindet. Insgesamt

liegen mir 28 Belege von den Kanarischen Inseln vor, davon 16 Bälge mit Schädeln, 2 Skelette, 9 Schädel (z. T. fragmentarisch), und 1 in Alkohol konserviertes Jungtier. Zum Vergleich dienten 4 Igel aus Marokko, 6 aus Algerien, 3 aus Tunesien und 1 aus Spanien (Mallorca). Nachfolgend eine Liste des untersuchten Materials von *Erinaceus algirus*:

Lanzarote: Jameos del Agua (2), Haria (2), Tias (1), Playa Blanca (1), leg. R. Hutterer und W. Bischoff (ZFMK 811061–811066).

Fuerteventura: Puerto del Rosario (1), Cotillo (1), Toston (1), Los Llanos de la Concepción (1), Matas Blanca (1), Fuentita (1), Barranco de la Torre (1), leg. R. Hutterer und W. Bischoff (ZFMK 811067–811073).

Gran Canaria: Las Palmas (5), leg. K. Klemmer (SMF 51229, 51195–51198); La Cuesta (1), San Juan (1), zwischen El Oasis und Punta del Cometa (1), leg. R. Hutterer und W. Bischoff (ZFMK 811074–811076).

Tenerife: Puerto de la Cruz (1), leg. K. Klemmer (SMF 40537); zwischen Los Christianos und Südflughafen (1), Fasnia (1), Araya de los Candelaria (2), zwischen El Abrigo und El Medano (1), Las Canadas, unterhalb der Seilbahn (1), leg. R. Hutterer und W. Bischoff (ZFMK 811055–811060).

Marokko: 70 km E Taza (1), Itzer, Mittl. Atlas (2), leg. H. Roer (ZFMK 65508, 62110, 61266); Marrakech-Ménara (1), leg. D. Kock (SMF 51580).

Algerien: N Biskra (2), leg. P. Spatz (ZFMK 79465, 79466); ohne genauen Fundort (4), don. A. Gropp (ZFMK 71137–71139, 71177).

Tunesien: Insel Djerba (2), leg. K. Fritsche (ZFMK 79463, 79464); Kebili (1), leg. E. Kulzer (Zool. Inst. Tübingen).

Spanien: Insel Mallorca (1), leg. A. von Jordans (ZFMK 79467). Puerto Rico: Holotypus von *Erinaceus krugi* (ZMB 5157).

Ergebnisse

Vorkommen und Lebensraum des Igels der Kanaren

Auf den Kanarischen Inseln kommt nur eine Igelart vor. *Erinaceus algirus* bewohnt heute die vier großen Inseln des Archipels, Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria und Tenerife (Abb. 1). Auf den drei kleinen westlichen Inseln La Palma, La Gomera und El Hierro fehlt er mit ziemlicher Sicherheit, obwohl der warm-trockene Süden aller drei Inseln Lebensmöglichkeiten für Igel böte. Wir fanden trotz intensiver Suche keine Spur von Igeln auf diesen Inseln. Dort, wo er vorkommt, ist der Igel regelmäßig als Straßenopfer zu finden, sowohl auf Landstraßen als auch auf den Schnellstraßen Tenerifes und Gran Canarias. Besonders häufig fanden wir ihn im Kulturland, zum Beispiel in der Nähe von Bananenplantagen. Dichte und feuchte Wälder scheint er zu meiden. Von diesen Bereichen abgesehen kommt der Igel überall vor, weshalb sich eine detaillierte Kartierung der

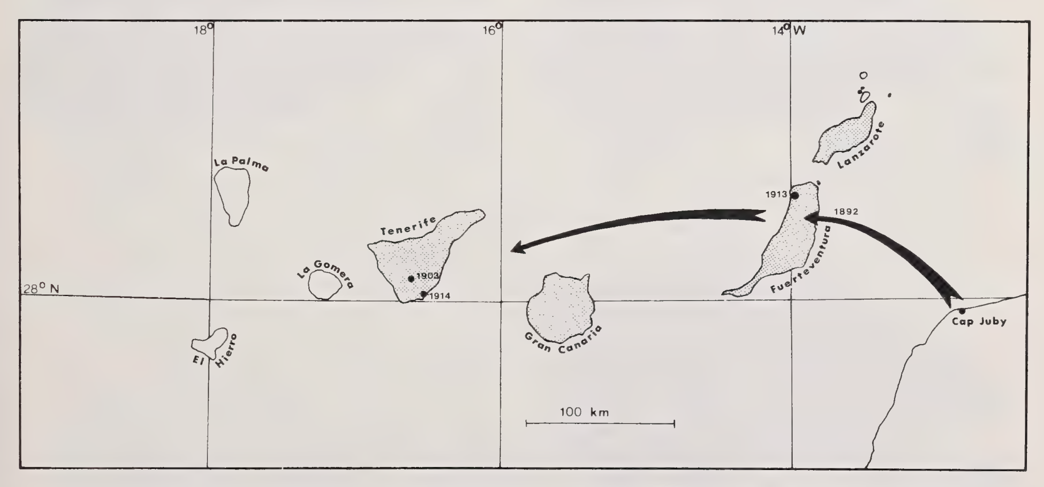


Abb. 1. Die heutige Verbreitung von *Erinaceus algirus* auf den Kanarischen Inseln (gerastert) und die Ausbreitungswege der Art nach den Angaben R. von Thanners (1915). Zeichnung: I. Kurscheid

Vorkommen auf den vier großen Inseln erübrigt. Die Höhenverbreitung reicht vom Meeresniveau bis in Höhen von 2100–2200 m, wie zum Beispiel in den Canadas unterhalb des Pico de Teide von Tenerife, wo wir eine Igelmumie fanden. SUTER (in litt., 1982) sah einen lebenden Wanderigel auf der Straße in den Canadas. Dort oben liegt im Winter regelmäßig Schnee. Bei Vilaflor, Tenerife, sahen wir in 1000 m Höhe einen Igel, wie schon R. VON THANNER im Jahre 1903. Auch auf Gran Canaria sahen wir einen Igel in 1150 m (Las Lagunetas). Einen Eindruck von der Häufigkeit der Igel mögen unsere Beobachtungen vermitteln. Während zweier Wochen auf Tenerife sahen wir 30 überfahrene Igel, während je einer Woche auf Gran Canaria 22, auf Fuerteventura 30 und auf Lanzarote 10 Igel.

Der Igel hat auf den Kanarischen Inseln kaum Feinde, da große Eulen wie der Uhu fehlen; ebenso fehlen größere Raubtiere. Die herumstreunenden Hunde dürften kaum etwas gegen die Igel ausrichten können. Von den Bewohnern der Inseln werden Igel gelegentlich gegessen, wie uns Funde verkohlter Stachelbälge in der Nähe von Siedlungen auf Gran Canaria zeigen. Den größten Tribut fordern aber ohne Zweifel die Autostraßen.

Variabilität der Färbung

Die äußere Erscheinung ist nicht einheitlich. Abb. 2 veranschaulicht das Ausmaß der Färbungsvariation, so wie wir es 1981 vorfanden. Auf Lanzarote fanden wir bei Haria einen ganz dunklen Igel, nicht weit davon einen mittelbraunen, und bei Tias wiederum einen hellen Igel mit kontrastreich abgesetzten weißen Stachelspitzen. Dies alles im Umkreis von wenigen Kilometern. Ganz fahle, gelbliche bis weißliche Igel fanden wir auf Fuerteventura; ein Jungtier von Fuentita hatte zu 60 % ganz weiße Rückenstacheln und eine fast durchgehend weiße Unterseite. Auf Gran Canaria und Tenerife fanden wir mittlere Färbungsstadien. Die Ausdehnung der braunen Flecken variiert ebenfalls, in der Regel ist die Schnauze bis zu den Augen braun gefärbt, ebenso die Ohrränder, ein Haarbüschel hinter den Ohren, Vorderfüße, und von der Bauchmitte an das ganze Fell einschließlich des Schwanzes und der Hinterfüße. Färbungsintensität und Ausdehnung der

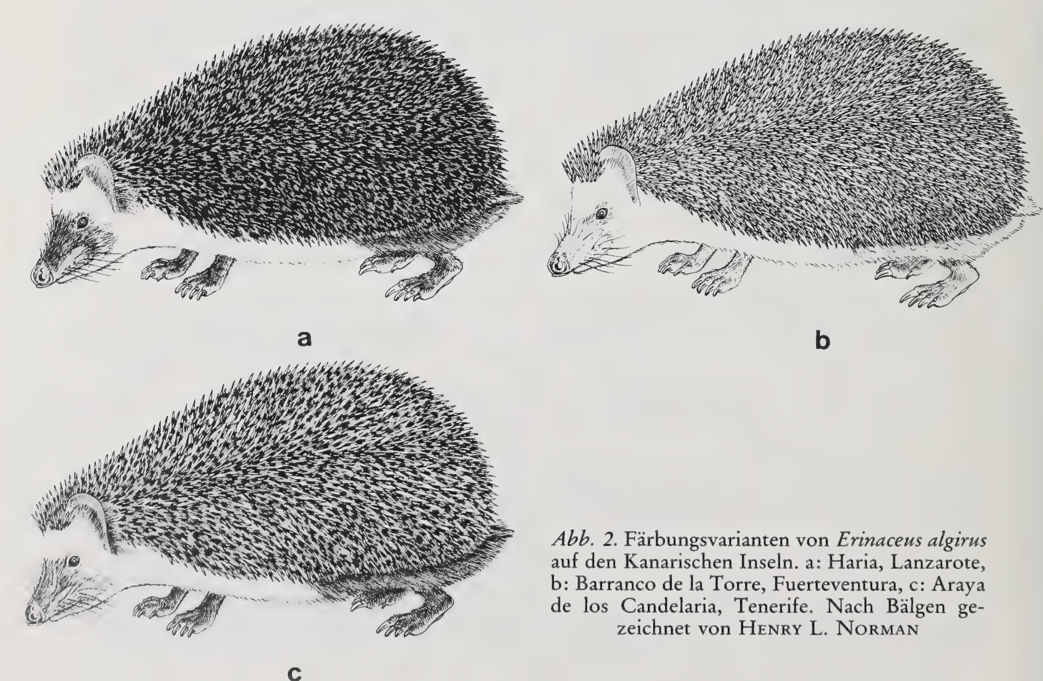


Abb. 2. Färbungsvarianten von *Erinaceus algirus* auf den Kanarischen Inseln. a: Haria, Lanzarote, b: Barranco de la Torre, Fuerteventura, c: Araya de los Candelaria, Tenerife. Nach Bälgen gezeichnet von HENRY L. NORMAN

dunklen Bauchflecken variieren erheblich; wir fanden Farben von tief schokoladenbraun bis fahlgelb oder gar weißlich. Bei einem Igel von Fuerteventura (Las Llanos de la Concepción), dessen Fell nicht konserviert werden konnte, war der braune Bauchfleck mit weißen Tupfen durchsetzt.

Körper- und Schädelmaße

Körpermaße liegen nur wenige vor; je ein adultes Männchen von Lanzarote (Haria) und Fuerteventura (Barranco de la Torre) haben die Abmessungen: Kopf-Rumpflänge 200, 200; Schwanzlänge 24, 20; Hinterfußlänge 36, 34,3; Ohrlänge 26,4, 31,2. Schädelmaße wurden an 8 kompletten und adulten Schädeln genommen. Die Schädelmaße stimmen völlig mit denen nordafrikanischer *Erinaceus algirus* überein (s. Tab.).

Vergleich dreier Schädelmaße adulter *Erinaceus algirus* unterschiedlicher Herkunft
Maße in mm. Weitere Maßangaben bei Kahmann und Vesmanis (1977) und Vesmanis (1981)

	Condyloincisivlänge	Jochbogenbreite	Länge der oberen Zahnreihe
Kanarische Inseln n = 8	57,3 (56,2–58,5)	35,3 (33,8–35,8)	28,7 (27,6–29,7)
Marokko und Algerien n = 7	57,9 (55,9–60,6)	34,2 (32,5–35,5)	29,5 (27,8–31,4)
Djerba, Tunesien n = 2	50,0 48,6	30,2 30,7	26,0 25,2
Mallorca, Spanien n = 1	50,0	29,5	27,2
Puerto Rico n = 1	ca. 50,0	27,9	27,2

Vergleich und Diskussion

Die Igel der Kanarischen Inseln gleichen in ihren Schädelmaßen den großwüchsigen Igeln von Marokko oder Algerien, was auch ein Vergleich mit den von Kahmann und Vesmanis (1977) publizierten Maßangaben bestätigt. In der Färbung sind, wie bereits demonstriert, alle Stadien vertreten. Da nun auch der jüngste Import von Cap Juby nach Fuerteventura nachgewiesen ist, entbehrt die subspezifische Benennung der kanarischen Igel jeder Grundlage. Ebenso erscheint es mir nicht sinnvoll, die südmarrokanischen (*lavaudeni:* Cabrera 1928) oder die maltesischen (*fallax:* Malec und Storch 1972) Igel subspezifisch zu benennen. Anders verhält es sich mit den Igeln der Balearen und der Insel Djerba, wie noch gezeigt werden wird.

Zunächst ist der Status von *Erinaceus krugi* Peters, 1877 zu klären, da diese Form als Synonym von dem kanarischen *Erinaceus algirus caniculus* angesehen wird (Allen 1939; Saint Girons 1969; Corbet 1974, 1978). *Erinaceus krugi* wurde nach einem Stück beschrieben, das um 1877 oder früher auf der mittelamerikanischen Insel Puerto Rico gefangen worden war. Peters (1877) äußerte bereits die Vermutung: „Da die Gattung *Erinaceus* aber gar nicht in Amerika vorkommt, ist nur anzunehmen, dass das Thier mit einem Schiffe dahin gebracht und seinem Herrn entlaufen ist." Er vergleicht seine neue Art mit zwei Igeln von der Goldküste, mit denen er Übereinstimmungen in der weißlichen Färbung der Bauchhaare sieht.

Der Holotypus befindet sich noch heute im Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin unter der Inventar-Nummer ZMB 5157; er besteht aus einem aufgestellten Präparat und zugehörigem Schädel. Das Präparat ist verblichen, zeigt aber noch deutlich alle Färbungsmerkmale von *algirus.* Die Haare an Bauch und Hals sind weißlich,

aber je ein dunkelbrauner Streifen zieht von den Seiten bis zum Schwanz hin. Dem Schädel fehlt ein Teil des Occipitale, im übrigen ist er vollständig. Seine größte Länge mißt 49,1 mm, die Condyloincisivlänge schätzte ich auf 50,0 mm. Weitere Maße sind: Interorbitalbreite 14,0 mm, Jochbogenbreite 27,9 mm, Hirnschädelbreite 23,0 mm, Schnauzenbreite 10,1 mm, obere Zahnreihe 27,2 mm, untere Zahnreihe 25,4 mm, Länge des ersten oberen Molaren 5,1 mm, seine Breite 5,8 mm. In seinen kleinen Abmessungen paßt *Erinaceus krugi* nicht zu den kanarischen Igeln, ganz abgesehen davon, daß 1877 dort noch keine Igel vorhanden waren! In der Färbung und in den Maßen fällt er aber gut in die Variationsbreite der kleinen Igel der Balearen. Bereits Cabrera (1928: 455) hat die spanische Herkunft des Igels von Puerto Rico vermutet und ihn der Subspezies *vagans* zugeordnet.

Die Zuordnung der mediterranen Populationen von *E. algirus* zu bestimmten Unterarten bleibt allerdings problematisch, solange die Herkunft dieser, meist insulären Populationen nicht geklärt ist.



Abb. 3. Stark aufgehellter Igel *(Erinaceus algirus)* aus Kebili, Tunesien. Foto: E. Kulzer

Während Heim de Balsac (1936) von „pliozänen Relikten" in Europa spricht, halten mehr und mehr Autoren die europäischen Vorkommen für importiert. Saint Girons (1969, 1973) belegt sogar jüngste Importe von Wanderigeln aus Nordafrika nach Banyuls-sur-mer, Südfrankreich. Ebenso halten Malec und Storch (1972) die Igel Maltas für Importe aus Nordafrika. Reumer (1980) und Alcover (1982) haben überzeugend dargelegt, daß *Erinaceus algirus* und fast die gesamte rezente Säugetierfauna der Balearen im Holozän eingeführt worden sein muß, da jegliche Fossilfunde aus älteren Perioden fehlen. Wenn aber der Balearen-Igel importiert worden ist, wo kam er her? Die festländischen nordafrikanischen Igel sind großwüchsig und haben mit dem Balearen-Igel wenig gemein. Starke Ähnlichkeiten sind aber mit den Igeln der Insel Djerba (Tunesien) festzustellen, die Vesmanis (1981) als subsp. *girbaensis* beschrieben hat. In der hellen Fellfärbung stimmen beide überein, der Djerba-Igel hat aber zusätzlich noch helle, fast weiße Stacheln. Der Schädel des Djerba-Igels ist noch etwas kleiner als der des Balearen-Igels (vgl. Kahmann und Vesmanis 1977; Vesmanis 1981). Während Djerba-Igel rein weiß gefärbt sind, weisen Igel vom tunesischen Festland eine überwiegend dunkelbraune Färbung auf. Weiße Igel sind nach Vesmanis (1981) vom Festland bisher nicht bekannt. Ergänzend sei deshalb hier ein sehr heller Igel abgebildet (Abb. 3), den Prof. E. Kulzer lebend auf dem Markt von Kebili (nördlich von Douz) kaufte und mit nach Tübingen nahm. Das Tier ist an Kopf und Bauch fast weiß, läßt aber im hinteren Körperdrittel noch einen Anflug von Braun

erkennen. Er entspricht in der Färbung etwa dem in Abb. 2 abgebildeten Igel von Fuerteventura, oder auch dem Igel aus Agadir, Marokko, den HERTER (1964) zeigt. Der Igel aus Kebili ist klein, obwohl es sich um ein voll erwachsenes Weibchen handelt (Maße: Kopf-Rumpf-Länge 190 mm, Schwanzlänge 12 mm, Hinterfußlänge 32 mm, Ohrlänge 21 mm, Condyloincisivlänge 51,6 mm, Jochbogenbreite 33,4 mm, Interorbitalbreite 13,9 mm, Länge der oberen Zahnreihe 26,4 mm). In der Schädellänge und der Zahnreihenlänge gleicht der Igel aus Kebili den Djerba-Igeln, in der Jochbogenbreite gleicht er typischen nordafrikanischen Igeln. Bemerkenswert scheint mir, daß es auch auf dem tunesischen Festland kleine und helle Wanderigel gibt. Auch in der Serie aus Tozeur (S-Tunesien), über die KAHMANN und VESMANIS (1977) publiziert haben, sind kleine und hellere Individuen vertreten. Denkbar ist, daß sich in den Halbwüsten Tunesiens eine kleine und fahle (wüstenfarbige) Igelform entwickelt hat, die dann – da geographisch benachbart – Djerba erreicht hat. Dort hat sie vermutlich eine längere Isolation hinter sich, was zu ihrer speziellen Ausprägung geführt hat[1]. Ob die Balearen-Igel direkt von Djerba

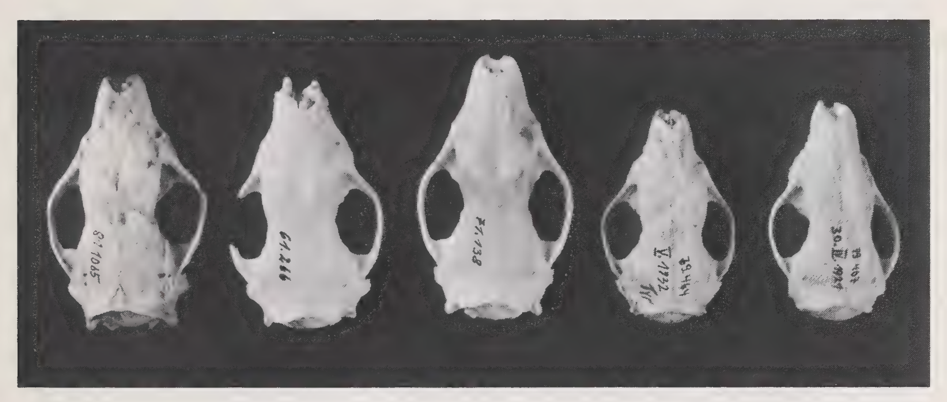


Abb. 4. Schädel von *Erinaceus algirus* unterschiedlicher Herkunft. Von links nach rechts: Lanzarote, Kanarische Inseln (ZFMK 81.1065), Mittlerer Atlas, Marokko (ZFMK 61.266), N-Algerien (ZFMK 71.138), Insel Djerba, Tunesien (ZFMK 79.464), Insel Mallorca, Balearen (ZFMK 79.467). Foto: E. SCHMITZ

stammen, ist ungeklärt und nicht sehr wahrscheinlich. Es ist ebenso denkbar, daß irgendwo südlich des Atlas-Gebirges weitere kleine Igel vorkommen; ebenso muß eine Verzwergung der Igel auf den Balearen in Erwägung gezogen werden. Auffällig ist allerdings die weitgehende Übereinstimmung im Schädelbau der Igel von Djerba und den Balearen (Abb. 4). Sekundär sind später Balearen-Igel auf das spanische Festland gebracht worden (Barcelona: MOHR 1936; Tarragona und Valencia: MALEC und STORCH 1972), während die französischen und kanarischen Igel von der nordafrikanischen Nominatform abstammen. Möglicherweise sind später auch beide Formen miteinander vermischt worden.

Zusammenfassend können beim Wanderigel zwei Formengruppen unterschieden werden, die drei Unterarten umfassen: großwüchsige Igel der Nominatform, subsp. *algirus* (mit *fallax, diadematus, caniculus, lavaudeni*) und kleinwüchsige Igel der Balearen und Djerbas, subsp. *vagans* (mit *krugi*[2]), und subsp. *girbaensis.* Das ursprüngliche Areal der Art *algirus* wie auch der Untergattung *Atelerix* war auf das afrikanische Festland beschränkt. Alle Inselvorkommen und die europäischen Festlandsvorkommen müssen

[1] Wie mir Herr VESMANIS brieflich mitteilte, bestehen zwischen Djerba und Kebili rege Handelsbeziehungen. Da Igel in Tunesien gegessen werden, läßt sich eine Verschleppung von Wanderigeln nach Kebili ebensowenig ausschließen wie der umgekehrte Weg von Kebili nach Djerba.

[2] *Krugi* hat Priorität über *vagans,* sollte aber wegen der unsicheren Typuslokalität unterdrückt werden.

dagegen auf Verschleppung zurückgeführt werden; allerdings kann die Besiedlung zu sehr unterschiedlichen Zeiten erfolgt sein. Zur weiteren Klärung der Problematik wäre es erforderlich, die Verbreitung von *Erinaceus (Atelerix) algirus* in Nordafrika, vor allem in Tunesien, genauer zu kartieren als es bisher (Vesmanis 1979; Kock 1980) möglich war. Dabei sollte die Färbung und die Größe der Igel berücksichtigt werden. Besonderes wichtig wäre es, zu prüfen, ob in den Halbwüsten Südtunesiens kleinere und hellere Igel leben als im Norden des Landes.

Danksagung

Für ihre Hilfe beim Sammeln und Präparieren auf den Kanaren danke ich meinem Reisegefährten W. Bischoff und meiner Lebensgefährtin S. Lenné. Für Vergleichsmaterial, Fotos und Informationen danke ich Frau Dr. R. Angermann, Berlin, und den Herren Dr. D. Kock, Frankfurt, Prof. Dr. E. Kulzer, Tübingen, Dr. H. Löhrl, Egenhausen, und Dr. W. Suter, Sempach. Herr Kock gab mir auch Einsicht in unveröffentlichte Unterlagen. Herrn Prof. Dr. E. von Lehmann, Bonn, und Herrn I. E. Vesmanis, Steinau, danke ich für Kommentare zum vorliegenden Manuskript.

Zusammenfassung

Verbreitung und Variation des Wanderigels auf den Kanarischen Inseln wurden untersucht. Der Wanderigel kommt heute auf den vier großen Inseln (Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria, Tenerife) vor; die westliche Inselgruppe (La Gomera, El Hierro, La Palma) ist noch unbesiedelt. Recherchen ergaben, daß die ersten Igel im Jahr 1892 von Cap Juby (Marokko) aus nach Fuerteventura eingeführt wurden. Von dort wurden Igel auf die anderen Inseln gebracht; der früheste Fund auf Tenerife ist für das Jahr 1903 belegt. Die Igel der Kanarischen Inseln variieren sehr in der Färbung, was auf mangelnde Selektion zurückgeführt werden kann. In der Körpergröße und den Schädelmaßen stimmen kanarische Igel völlig mit marokkanischen Igeln überein, weshalb die subspezifische Benennung der kanarischen Igel abgelehnt wird. Im Gesamtareal variiert *Erinaceus algirus* allerdings deutlich in Größe und Färbung. Die Verbreitung, Variation und Taxonomie der Art wird diskutiert.

Literatur

Alcover, J. A. (1982): Note on the origin of the present mammalian fauna from the Balearic and Pityusic islands. Misc. Zool. **6**, 141–149.

Allen, G. M. (1939): A checklist of African mammals. Bull. Mus. comp. Zool. Harv. **83**, 1–763.

Baez, M. (1982): Consideraciones sobre las caracteristicas zoogeograficas de la fauna de Canarias. In: Instituto de Estudios Canarios 50 Aniversario (1932–1982), p. 23–70. Inst. de Est. Canar., Aula de Cultura del Excmo. Cabildo Insular de Tenerife.

Bannerman, D. A. (1914): An ornithological expedition to the Eastern Canary Islands. – Parts I, II. Ibis **1914**, 38–90, 228–293.

Cabrera, A. (1928): Las formas geograficas del *Aethechinus algirus.* Bol. Soc. Esp. C. N., **28**, 453–455.

Corbet, G. B. (1974): Part 1.4, Family Erinaceidae, pp. 1–3, in (Meester, J. and H. W. Setzer, eds.), The mammals of Africa: an identification manual. Smithsonian Institution Press, Washington.

— (1978): The mammals of the Palaearctic region. London and Ithaca: Brit. Mus. (Nat. Hist.).

Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. London: Trustees Brit. Mus. (Nat. Hist.).

García Cruz, C. M.; Marrero Rodríguez, A. (1979): Sobre la distribución geográfica de los yacimientos de vertebrados fośiles de las Islas Canarias. Vieraea **8**, 95–106.

Heim de Balsac, H. (1936): Le hérisson d'Algérie, *Aethechinus algirus,* relique pliocène en France. Bull. Mus. Hist. Nat., Paris **8** (4), 322–326.

Herter, K. (1964): Gefangenschaftsbeobachtungen an einem Algerischen Igel (*Aethechinus algirus* [Duvernoy u. Lereboullet]). Zool. Beitr., N. F. **10**, 189—225.

— (1972): Der Igel von Gran Canaria. Zool. Beitr., N. F. **18**, 311–313.

Kahmann, H.; Vesmanis, I. (1977): Zur Kenntnis des Wanderigels (*Erinaceus algirus* Lereboullet, 1842) auf der Insel Formentera (Pityusen) und im nordafrikanischen Verbreitungsgebiet. Spixiana **1**, 105–135.

Kock, D. (1980): Distribution of hedgehogs in Tunisia corrected. Afr. small mammal newsl. **5**, 1–6.

Koenig, A. (1890): Ueber Teneriffa in zoologischer Beziehung. Sitzber. niederrhein. Ges. für Natur und Heilkunde in Bonn, A, 3–13, 20–28.

Malec, F.; Storch, G. (1972): Der Wanderigel, *Erinaceus algirus* Duvernoy and Lereboullet, 1842, von Malta und seine Beziehungen zum nordafrikanischen Herkunftsgebiet. Säugetierkdl. Mitt. **13**, 146–151.

MOHR, E. (1936): Osteuropäischer und Wanderigel in Gefangenschaft. Z. Säugetierkunde **11**, 242–246.
NIETHAMMER, J. (1972): Der Igel von Teneriffa. Zool. Beitr., N. F. **18**, 307–309.
PETERS, W. (1877): ... zeigte einen neuen Igel, *Erinaceus Krugi,* vor. Sitzber. Ges. nat. Freunde, Berlin, **1877**, 78–79.
REUMER, J. W. F. (1980): Evolutie en biogeografie van de kleine zoogdieren van Mallorca (Spanje). Lutra **23**, 13–32.
SAINT GIRONS, M.-C. (1969): Notes sur les mammifères de France. 8. Données sur la morphologie et la répartition de *Erinaceus europaeus* et *Erinaceus algirus.* Mammalia **33**, 206–218.
— (1973): Les mammifères de France et du Benelux (fauna marine exceptée). Paris: Doin.
SANTOS GUERRA, A. (1977): Naturaleza Canaria. pp. 95–138 in (Hernández, P. H. ed.) Natura y cultura de las Islas Canarias. Santa Cruz de Tenerife: Aula Cultura de las Islas Canarias.
SCHWABE, H. W. (1979): Die Igel von Gran Canaria. Z. Säugetierkunde **44**, 132–134.
SUTER, W. (1982): Ornithologische Beobachtungen auf den Kanarischen Inseln. Manuskript.
THANNER, R. VON (1913): Wild und Jagd auf den Kanaren. Deutsche Jäger-Zeitung **61** (36), 569–572; (37), 586–589; (38), 600–604; (39), 616–618; (40), 631–633.
— (1915): Bemerkungen und Berichtigungen über die Verbreitung einzelner Vogelarten auf den Kanaren. In Bezug auf die Angaben in den D. A. Bannerman'schen Arbeiten. Orn. Jb. **25**, 86–94.
THOMAS, O. (1915): New African rodents and insectivores, mostly collected by Dr. C. CRISTY for the Congo Museum. Ann. Mag. nat. Hist. **16** (8), 146–152.
VESMANIS, I. E. (1979): Bemerkungen zur Verbreitung und Taxonomie von *Erinaceus a. algirus* Lereboullet 1842 und *Paraechinus aethiopicus deserti* (Loche 1858) in Tunesien. Afr. small mammal newsl., s. n. **1**, 1–14.
— (1981): Über den Wanderigel, *Erinaceus algirus* Lereboullet, 1842, von Djerba (Tunesien) (Mammalia: Insectivora: Erinaceidae). Bonn. zool. Beitr. **31**, 207–215.

Anschrift des Verfassers: DR. RAINER HUTTERER, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1

Burrow structure of the Talpid mole *Parascalops breweri* from Oswego County, New York State

By G. C. HICKMAN

Department of Zoology, University of Natal, Pietermaritzburg, South Africa

Receipt of Ms. 1. 3. 1983

Abstract

Excavated a complete burrow system of *Parascalops breweri.* Major features included plugged surface mounds, extensive deep and shallow tunnels interconnected by gradual ramps, and a single shallow nest with two entrances. The few accounts in the literature regarding complete excavations of talpid burrows does not indicate clearly the extent of geographical variation in burrow anatomy, or the factors affecting differences.

Introduction

Secretive in nature, talpid moles have long been the object of much speculation. The Europaean mole has a tradition of lore extending back to King Arthur (SCHEFFER 1949), although information preceeding 1900 should be looked at with circumspection (GODFREY and CROWCROFT 1960). The first reference of a mole in America was by SEBA (1734), but it was not until TRUE (1896) that the distribution and taxonomy of American moles became established (JACKSON 1915).

Nonetheless, interest does not always lead to investigation, so that numerous basic areas

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4805-0265 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 265–269

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

of the biology of talpid moles still await study, perhaps none so fundamental as the structure of the burrow system. Moles are intimately associated with the tunnels they construct and spend the vast majority of their lives subterrestrially, so that burrow systems contain clues regarding many aspects of the ecology of the resident mole – it is the means by which the animal relates to the environment: the length of tunnels indicates the extent, area, and range of activities; chambers proffer clues as to food preferences and sociality, breeding, sex, and weight of the occupants; and adaptive behaviours not as yet described may be made known by the unearthing of such structures as bolt-holes, drainage sumps, and spiral ramps. Likewise, vertebrates and invertebrates recovered from within the burrow gives a clearer perspective of biotic interaction.

Due to difficulty in the capture of animals and labor in excavation of tunnels, *Parascalops breweri* is one of many species of fossorial mammals which lack a complete, detailed description of the burrow system. This report details the structure of a completely excavated burrow system of the Hairy-tailed mole and examines the adaptiveness of major features of the burrow structure.

Materials and methods

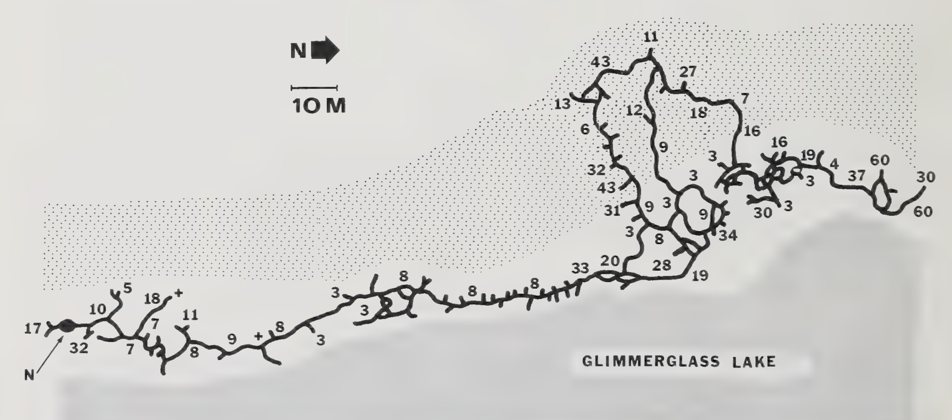
Live-traps (Hickman 1979) were set at fresh surface mounds in Oswego County, New York, during July, 1981. A 30 g male Hairy-tailed mole was captured with considerable difficulty, so that Jensen (1982) live-traps appear preferable for capture of this species.

Excavation was conducted with shovel and trowel. Traps were placed in tunnelways overnight to ensure burrow structure was not altered by intrusion of other moles or rodents. An annotated map was constructed as the excavation proceeded to record direction and depths of tunnels, and the position, shape, size, and contents of chambers. The perimeter of the unearthed burrow was probed with a metal rod to detect tunnels which may have been by-passed because of plugging.

Major features of the burrow system were documented with 35 mm film.

Results

Several fresh mounds were being constructed in the drier, deeper area of the burrow system while several flatter, older mounds were located in the shallower, heavily anastomosed portion of burrow (see Fig.). Cul-de-sacs were evident in shallow and deep portions of the



A completely excavated burrow system of a 30 g male *Parascalops breweri* from Oswego County, New York, during July, 1981. The nest was located one metre high from water level. An area of mowed grass is indicated by light stipple, crosses mark the position of trees, and N indicates position of the nest

system, perhaps representing laterals from which dirt could be deposited from the main runway to the surface, or short probings for food. All tunnels to the surface were plugged.

Surface ridges marking the position of shallow tunnels were not visible. Tunnel diameter was almost constant at five cms, although the diameter became somewhat constricted in compacted soil. Total burrow length was 550 m, 90 m of which was located in short grassy areas. Anastomosing of burrows was apparent in several areas, both at deep and shallow levels. The major axis of the burrow system was parallel with the lakeshore, although deeper portions of burrow intruded at right angles into the higher areas bordering the lake; deep areas of burrow were not restricted to any particular location. Rather than sharp demarkation of the burrow into deep and shallow areas, gently sloping ramps interconnected changes in elevation; a steep shaft which might have served as a bolt-hole or drainage sump was not found.

A single nest with two entrances was found at a depth of ten cms, measuring 13 cms high, 12 cms wide, and 13 cms long. Dead leaves and grass fit snuggly in the chamber. There was no surface structure to indicate the position of the nest. Tunnels dilated a cm or two in several areas, but there was no indication of secondary chambers with stored food, old nesting material, or fecal deposits.

Except for earthworms, the burrow was devoid of other vertebrates or invertebrates.

Discussion

No diagrams of completely excavated burrow systems of *Parascalops* were found in the literature (Hallett 1978). Although the Hairy-tailed mole is generally replaced by *Condylura* (the Star-nosed mole) in wet and mucky soils, Connor (1960) found five localities where *Parascalops* was taken with specimens of *Condylura*; the portion of tunnel adjacent to the water may have been a portion of appropriated *Condylura* burrow. The following terminology concerning structure of burrows is taken from Hickman (1977a).

Fresh mounds were found during July, although mounding is apparently more characteristic just before winter, in October or November, or in spring for female systems (Eadie 1939). All openings to the surface were plugged, even tunnels near the shoreline where the semi-aquatic talpid *Condylura* may leave tunnels unplugged (Hickman 1983). There was no evidence of multiple-mounding (several adjacent mounds forming a large conglomerate) which appears more characteristic of rodent-moles than Nearctic insectivore moles.

Tunnels were generally shallow, but without surface ridges which represent surface disruption by narrow, less defined tunnels formed during foraging (Eadie 1939). The majority of tunnels were below eight cms which could well enable use for more than eight years (Wright 1945). An extensive deep portion to the burrow system of *Parascalops* has not been reported; from the position of fresh mounds in the present report, the deeper areas of tunnel system in the grass area were being extended, perhaps in preparation for the freezing temperatures of winter already evident at night. Depth of the tunnel was not much greater than for *Condylura* in the same study area (Hickman 1983), so that the benefits of deep tunnels (warmth, higher humidity, security) may follow the law of diminishing returns and eventually be negated by the large energy expenditure needed for distributing soil on the surface. Eadie (1939) reported the deep tunnels of *Parascalops* as being between 25 and 45 cms from the surface. Deep tunnels in the present study were not confined to specific areas; with no bolt-hole present, sanctuary was still available in several areas of the extensive deep burrow system. Stimulus for digging deep tunnels may include cold temperatures (which was likely in the present study); dry conditions which necessitates the seeking of moist, high humid microhabitat; persistent digging at burrow entrances by foxes or other predators; or digging around an edaphic barrier. Main tunnels following prominent surface features such as stone walls (Eadie 1939) may merely represent orientation to moister soil conditions along the wall rather than an attempt to circumvent an obstacle.

The summer nest of the present study was recovered from a depth of ten cms, somewhat shallower than the 25 cm deep nest reported by EADIE (1939); however, both nests were spherical with coarsely shredded leaves. Winter nests are evidently located as deep as 41 cms (EADIE 1939) which indicates that flooding must not be as great a threat in colder weather. Multiple nest entrances appear characteristic for *Parascalops* with EADIE (1939) reporting three entrances for a breeding nest, and two entrances for a winter nest; two entrances were found in the summer nest reported by the present study. A number of entrances/exits to the nest may aid in escape from flooding or predators, among other factors which remain to be suggested. Enlargements of tunnelway which may have been resting areas were found in the present study, but not as large as the eight cm diameter found by EADIE (1939) who also reported two to twelve fecal scats around the perimeter of some tunnel openings, indicating the lack of a specific defecation chamber. Feces were not detected throughout the excavation of the present study, perhaps due to the inconsistent nature of the digested food at that time of year.

The lack of other species in the burrow system may indicate that the burrow system is well patrolled, perhaps more so than for *Condylura* which may forage in water for food and leave tunnel entrances unplugged (HICKMAN 1983). Plugging by *Parascalops* may aid in maintaining temperature and humidity, as well as excluding such predators as bullfrogs (HELLER 1927); nonetheless, EADIE (1939) noted many commensals in burrow systems, commenting that shrews would be dangerous to young moles. The interaction of species within burrow systems is little understood (HICKMAN 1977b), so that the situation between *Condylura* and *Parascalops*, and the relation of talpids to soricids remains an interesting problem.

A more complete knowledge of Nearctic talpid genera is needed before detailed comparison of burrow structures can be undertaken, and adaptive significance of differences fully appreciated. Likewise, a summary of the known structure of talpid burrows ranging across the Palearctic and into the Oriental Region is desirable. By contrasting the burrow systems of the disjunct talpid subfamilies Scalopinae (Nearctic) and Talpinae (Palearctic), it should then be possible to more accurately determine the effect of principle factors moulding structure of the burrow.

Acknowledgements

A C.S.I.R. post doctoral bursary with travel allowance and University of Natal study furlough with leave allowance made travel to New York possible; Dr. J. A. LACKEY and the State University of New York at Oswego kindly provided equipment and lodging; SUSIE and LARA provided encouragement while the work was in progress, and kindly assisted in preparation of the manuscript; Prof. G. L. MACLEAN obligingly translated the summary into German.

Zusammenfassung

Struktur des Baus vom nordamerikanischen Maulwurf Parascalops breweri im Oswego County, Staat New York

Ein Gangsystem des nordamerikanischen Maulwurfs *Parascalops breweri* wurde vollständig ausgegraben. Alle Zugänge lagen unter Erdhügeln an der Oberfläche und waren mit Erde zugestopft. Die Gänge verliefen in unterschiedlicher Tiefe und waren durch schräg verlaufende Röhren untereinander verbunden. Nur ein Nest war vorhanden. Es lag 10 cm unter der Oberfläche und hatte zwei Zugänge.

References

CONNOR, P. F. (1966): The mammals of the Tug Hill Plateau, New York. New York State Mus. and Sci. Serv. Bull. **406**, 1–82.
EADIE, W. R. (1939): A contribution to the biology of *Parascalops breweri*. J. Mammalogy **20**, 150–173.
GODFREY, G; CROWCROFT, P. (1960): Life of the mole. London: Museum Press.
HALLETT, J. G. (1978): *Parascalops breweri*. Mammalian Sp. **98**, 1–4.

HELLER, J. A. (1927): Brewer's mole as food of the bullfog. Copeia **165**, 116.
HICKMAN, G. C. (1977a): Burrow system structure of *Pappogeomys castanops* (Geomyidae) in Lubbock County, Texas. American Midland Natural. **97**, 50–58.
— (1977b): Geomyd interaction in burrow systems. Texas J. Sci. **29**, 235–244.
— (1979): A trap and trapping technique for fossorial mammals. Zoologica Africana **14**, 9–12.
— (1983): Influence of the semi-aquatic habit in determining burrow structure of the star-nosed mole (*Condylura cristata*). Canadian J. Zool. (in press).
JACKSON, H. H. T. (1915): Review of the American moles. U. S. D. A., North Amer. Fauna **38**, 1–98.
JENSEN, I. J. (1982): A new live trap for moles. J. Wildlife Mgmt. **46**, 249–252.
SCHEFFER, T. H. (1949): Ecological comparisons of three genera of moles. Trans. Kansas Acad. Sci. **52**, 30–37.
SEBA, A. (1734): Locupletissimi Rerum Naturalium Thesauri. Vol. **1**, p. 51, Pl. 32.
TRUE, F. W. (1896): A revision of the American moles. Proc. U. S. Nat. Mus. **19**, 1–111.
WRIGHT, P. L. (1945): *Parascalops* tunnel in use after eight years. J. Mammalogy **26**, 438–439.

Author's address: Dr. GRAHAM C. HICKMAN, Department of Zoology, University of Natal, P. O. Box 375, Pietermaritzburg, Natal, 3200, South Africa

Wie Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* ihre Zähne schärfen

Von H. VIERHAUS

Eingang des Ms. 16. 2. 1983

Abstract

How Common vampire bats (Desmodus rotundus) sharpen their teeth

Studied were the dentition and the distal tongue of juvenile and adult *Desmodus rotundus* with a dissection microscope to explain how the upper incisors and canines are sharpened. All crowns are covered by enamel, but the upper teeth lack it on the lingual side and I^1, C^1 show very thin labial enamel. In the upper jaw thegosis striae have only been confirmed on the lingual surfaces of C^1, P^1 and M^1 and on the front of C^1. The lower cheek teeth are abraded on their labial and C_1 on its posterior surface. $P_{1,2}$ and M_1 sharpen the posterior edge of C^1 and P^1, M^1. C_1 shortens the front of C^1. I^1 of older specimens has been hollowed out shallowly on its lingual side without signs of typical thegosis. The frontal part of the tongue is covered by special areas of large horny papillae. Therefore the tongue erodes the lingual I^1 and thus sharpens it. Here this is called "tongue-tooth-thegosis". The loss of length in C^1 caused by sharpening is compensated by newly produced cementum on the apex of the root, as described for I^1 elsewhere.

Einleitung

Zu den besonderen Spezialisationen der Vampirfledermäuse (Desmodontidae) zählt ihr Gebiß. Die ungewöhnlich gestalteten Schneide- und Eckzähne ermöglichen es diesen, von Wirbeltierblut lebenden Tieren, ihren Opfern schnell und schmerzlos kleine Wunden beizubringen. Während man die rasiermesserscharfen Schneiden dieser Zähne bereits in populärwissenschaftlichen Darstellungen beschrieben findet, ist die Frage, weshalb besonders die oberen Incisiven trotz Gebrauch optimal scharf bleiben, unklar geblieben. Dieses Problem regte zu der vorliegenden Untersuchung an, zumal die bisher hierzu gemachten Vorschläge wenig befriedigend sind. So mißt GREENHALL (1972) den Zahnfleischtaschen, in denen die Spitzen der Incisiven bei geschlossenem Maul ruhen, eine schärfende Wirkung bei, während PHILLIPS und STEINBERG (1976; PHILLIPS et al. 1982) für alle Zähne ein gegenseitiges Schärfen, also Thegose (EVERY und KÜHNE 1971) vorschlagen, dabei aber

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4805-269 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 269–277

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

nicht berücksichtigen, daß dies aus anatomischen Gründen nicht für die oberen Incisiven zutreffen kann.

Material und Methoden

Es wurden die Schädel und Gebisse von fünf *Desmodus rotundus* mexikanischer Herkunft untersucht. Einer davon (SMF 27074) gehört zu einem Stück mit noch nicht voll durchgebrochenem permanenten Gebiß. Die weiteren Schädel stammen von einem subadulten Exemplar bzw. von mehrjährigen Tieren. Für die Kontrolle der Schneide- und Eckzähne wurden die der subadulten sowie die einer erwachsenen Fledermaus aus dem Schädel gelöst. Außerdem standen zwei nach Bouin fixierte Stücke aus dem Material von Prof. U. Schmidt zur Verfügung. Drei weitere Alkoholpräparate, deren Zungen von unten zwischen den Unterkieferästen herausgeschnitten wurden, kamen aus dem Senckenbergmuseum (SMF 14607 und 13535) bzw. aus dem Museum A. Koenig (ZFMK 75.32). Sämtliche Untersuchungen erfolgten mit einem Stereomikroskop mit maximal 160facher Vergrößerung.

Ergebnisse

Zahnschmelz

Aufgrund von licht- und rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen kamen Phillips und Steinberg (1976) zu dem Ergebnis, daß alle Zähne adulter Vampirfledermäuse zahnschmelzfrei seien und anstelle dessen mit Zahnzement überzogen sind. Ihre entsprechenden Abbildungen belegen das Fehlen von Schmelz jedoch zweifelsfrei nur für die Lingualseiten des C^1. Im Gegensatz dazu ergaben meine Untersuchungen, daß alle bleibenden Zähne halbwüchsiger und alter Tiere Zahnschmelz besitzen. Der intensive Glanz der mit Schmelz bedeckten Flächen, die scharfen, mit einem seichten Absatz einhergehenden Grenzen dieser Bereiche (Abb. 1) sowie die an der Bruchkante eines unteren Incisiven nur im Kronenbereich, nicht aber an der Wurzel erkennbare emailleartige Schicht lassen keinen Zweifel am Vorhandensein von Schmelz aufkommen.

Zähne von Jungtieren

Im Unterkiefer sind die Kronen der Zähne noch frei von Abnutzungsspuren und mit einer mäßig dünnen Schmelzschicht versehen. Jedoch ist auf den lingualen Seiten der Prämolaren und des Molars ($P_{1,2}$, M_1) der Belag damit auf einen schmalen apikalen, nicht vom Zahnfleisch bedeckten Bereich beschränkt.

Die Oberkieferzähne dagegen besitzen nur labialen Zahnschmelz. Am I^1 beschränkt sich der sehr dünne Schmelz aber nicht nur auf die freiliegende Außenseite, sondern er zieht sich bis fast zum Ende des noch mit einer offenen Wurzel versehenen jungen Zahnes. Auch beim Schneidezahn eines adulten Stückes endet der Schmelz erst ½ mm vor der Spitze der kompletten Wurzel. Er bildet hier eine klare Grenze gegenüber dem sich anschließenden Zahnzement (vgl. Abb. 1). Diese Grenze beweist, daß der Schneidezahn nicht, wie es Phillips und Steinberg (1976) beschrieben haben, labial durchgehend mit Zement überzogen ist. Vielmehr ist daraus zu folgern, daß die als Zement bezeichnete Außenschicht einer Incisivenschneide in einer Rasterelektronenmikroskopaufnahme der genannten Autoren in Wirklichkeit auf Schmelz bestehen muß. Das bestätigen auch die Zahnschnittbilder von Phillips und Steinberg und von Linhart (1973), denn auf ihnen sind nur im apikalen und lingualen Wurzelbereich der Schneidezähne Zementanlagerungen zu erkennen. Aus dieser Rasterelektronenmikroskopaufnahme läßt sich daher auch die Dicke der Schmelzschicht mit ca. 2 µm bestimmen. Die Spitze eines ganz jungen Schneidezahnes (I^1) ist labial konvex gekrümmt, ihre linguale Fläche ist plan und erscheint im Gegensatz zur restlichen Innenseite blank.

Auch am oberen Eckzahn einer jungen Vampirfledermaus überzieht der sehr dünne, nur labiale Schmelz den Großteil des noch in der Alveole steckenden Zahnabschnittes. Bei

alten Tieren allerdings liegt der mittlere Teil der Zement-Schmelz-Grenze außerhalb der Alveole (Abb. 1).

An den Backenzähnen P^1 und M^1 beschränkt sich der Schmelz labial auf ein apikales Band, das mit dem Ende des weit vorlappenden Zahnfleisches abschließt.



Abb. 1. Labialansicht eines rechten C^1 von *Desmodus rotundus.* Die Grenze des Zahnschmelzes ist besonders deutlich, da der noch feuchte Zahn schneller im schmelzfreien Abschnitt abtrocknete. An der Wurzelspitze zeichnet sich der apikale Zement ab. Reste des periodontalen Gewebes auf dem Zahnschmelz markieren die Alveolengrenze. (Zahnlänge: 5,5 mm)



Abb. 2. Lingualansicht zweier linker I^1 von *Desmodus rotundus.* Der obere Zahn gehört einem subadulten Tier, die Wurzel ist noch offen. *Unten:* Der Schneidezahn eines mehrjährigen Exemplares mit Wurzel. Die Auskehlung des Zahnes in seinem distalen Bereich (rechts unten) beruht auf der schärfenden Tätigkeit der Zunge. (Zahnlänge: 6 mm)

Zähne adulter Tiere

Von jungen Zähnen unterscheiden sich die der mehrjährigen Exemplare durch markante Gebrauchsspuren. So weist der I^1 in seiner apikalen Hälfte disto-lingual eine ausgeschabte Fläche auf, deren proximale Grenze mit der des Zahnfleisches am Gaumen übereinstimmt (Abb. 2). Allerdings ist diese Auskehlung glatt und ohne Schliffspuren. Schon Phillips und Steinberg (1976) erwähnen das Fehlen von Thegosespuren auf der Lingualseite des I^1. Durch diese Aushöhlung, die auch die Zahnschneide ergreift, wird die vordere Hälfte des Zahnes sichelförmig, während die Spitze auf der labialen Seite nun gerade verläuft und lingual schwach konvex gekrümmt ist.

Ausgerichtete Schliffspuren (Abb. 3) lassen sich im Oberkiefer auf der disto-lingualen Seite des Eckzahnes wie auf seiner mesialen Kante (vgl. Phillips und Steinberg 1976) und auf den gesamten Lingualflächen der Backenzähne feststellen. Am Caninus grenzen auf der Innenseite an die Anschliffe Zonen, die trotz fehlender Anzeichen für Schleifvorgänge

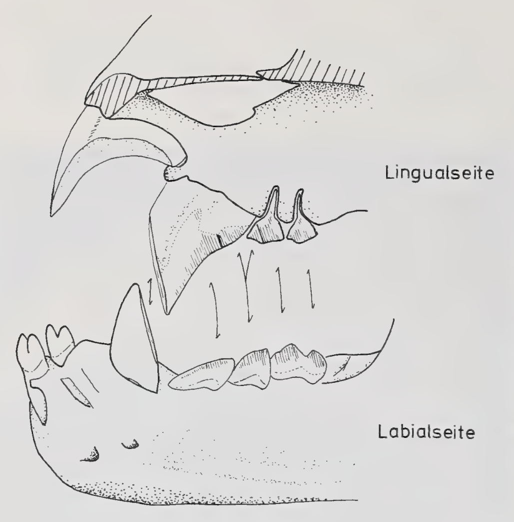


Abb. 3. Oben: Lingualansicht des rechten Oberkiefers. *Unten:* Labialansicht des linken Unterkiefers von *Desmodus rotundus.* An den Eck- und Backenzähnen sind die durch Zahn-Zahn-Thegose bedingten Schliffspuren ihrer Ausrichtung entsprechend schraffiert. Die Pfeile verdeutlichen die wechselseitigen Schärfbeziehungen zwischen Ober- und Unterkiefer unter Vernachlässigung der Tatsache, daß hier nicht die sich entsprechenden Kieferhälften abgebildet sind. Die punktierte Fläche des I^1 beruht auf Zunge-Zahn-Thegose, die punktierte Linie am C^1 begrenzt die an diesem Zahn von der Zunge hervorgerufenen Spuren. Die Schmelzgrenzen der Unterkieferzähne sind markiert

erodiert erscheinen. Im Unterkiefer sind die Hinterkante des Caninus und die apikalen Außenflächen der Backenzähne angeschliffen, wodurch das Zahnbein freigelegt wird. An den unteren Incisiven fehlen jegliche Abnutzungserscheinungen.

Unterbiß

Der Unterbiß von *Desmodus rotundus* und auch der von *Diphylla ecaudata* wurde bereits mehrfach beschrieben (Greenhall 1972; Birney und Timm 1975). Danach ruhen bei Occlusion die Spitzen der oberen Incisiven stets hinter den unteren Schneidezähnen in schützenden Zahnfleischtaschen, die die Gruben auf der Innenseite des Kieferknochens hinter $I_{1,2}$ auskleiden. Wie die Überprüfung aller Schädel zeigte, hat eine Vampirfledermaus aufgrund des Kieferbaus keine Möglichkeit, die oberen Schneidezähne mit denen des Unterkiefers in Berührung zu bringen oder sie gar an diesen zu schärfen, zumal schon bei halbgeschlossenem Maul die oberen Caninen seitliche Bewegungen des Unterkiefers weitgehend unterbinden. Durch die vor dem endgültigen Kieferschluß erzwungene rein vertikale Bewegung des Unterkiefers wird nicht zuletzt eine Selbstverletzung durch die oberen Schneidezähne vermieden. Auch die Spitzen der Caninen liegen bei Occlusion in speziellen Vertiefungen des labialen Zahnfleisches.

Zunge

Nach Schmidt (1976) besitzt *Desmodus* eine hornartig verhärtete Zungenspitze, die die Tiere beim Anlecken der Bißstelle einsetzen. Park und Hall (1951) weisen auf kleine, bifide Fadenpapillen auf der vorderen Zunge hin und bilden hier außerdem wenige große, bifide Hornpapillen ab.

Die Oberfläche der vorderen Zunge ist jedoch stärker differenziert (Abb. 4, 5). Ihr größter Teil ist oben und an der Seite außer mit einzelnen Pilzpapillen mit kleinen, nach hinten gerichteten Fadenpapillen besetzt, deren hornige Spitzen spatelförmig sind. In einem Bereich ca. 4 mm hinter der Zungenspitze finden sich rund 200 dieser schuppig angeordneten Papillen pro mm². Ein schmaler, nach außen durch eine Reihe von Pilzpapillen begrenzter Streifen kräftiger, zweispitziger Hornpapillen zieht sich unmittelbar von der Spitze der Zunge auf der Medianen nach hinten. Er geht nach 2 mm in ein Feld mit sehr großen Hornpapillen über. Diese sind bis zu 0,13 mm breit und sehen wie querstehende



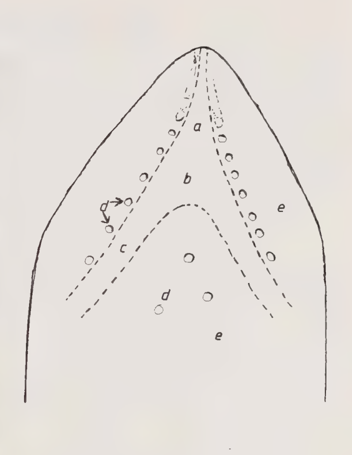


Abb. 4a (links): Das Vorderende der Zunge von *Desmodus rotundus* in Dorsalansicht (Breite der Zunge, die am Rande durch die Fixierung verformt ist: ca. 4 mm). *Abb. 4b (rechts):* Verteilung der Papillentypen auf der vorderen Zunge, a = bifide, hornige Papillen; b, c = große, spatenförmige Papillen; d = Pilzpapillen; e = einfache mechanische Papillen

Spatenblätter aus, die der Länge nach bekerbt und schwach geknickt sind. Dieses Papillenfeld teilt sich caudad in zwei Äste, die zu den Seiten hinablaufen, wo sie 4 mm von der Zungenspitze entfernt enden. Auf diesen 0,6 mm breiten Seitenstreifen stehen nebeneinander bis zu 5 ca. 0,1 mm breite spatenförmige, bifide Papillen. Die großen Papillen sind alle nach hinten gerichtet und ziemlich hart. Schon auf Fotografien lebender Vampirfledermäuse mit geöffnetem Maul (Schmidt 1978; Villa 1952; Neuweiler et al. 1981) sind der mediane Streifen und die seitlichen Äste der „Reibeflächen" auf der Zunge zu erkennen.

Diskussion

Thegose an Eck- und Backenzähnen

Bereits durch Greenhall (1972) wurde geklärt, daß sich die unteren und oberen Eck- und Backenzähne von *Desmodus* gegenseitig schärfen. Diese Thegosevorgänge dürften durch die von ihm beschriebenen häufigen Schließbewegungen des Vampirmauls vor der Nahrungsaufnahme und während der darin eingelegten Pausen bewirkt werden. Die genaue Untersuchung zeigt nun, daß bei der schärfenden Schließbewegung des Kiefers die Außenkante des P_1 von vorne bis hinten an der disto-lingualen Seite des C^1 von dessen Spitze her entlangstreicht. Den proximalen Abschnitt (Abb. 1) der Eckzahnhinterkante schärft jedoch der P_2, der zusammen mit dem unteren Molaren auch die Lingualseite der oberen Backenzähne anschleift (Abb. 3). Der apikale Teil des oberen Eckzahns kann vom P_1 nur erfaßt werden, wenn der Unterkiefer seitlich bewegt wird.

Die Schleifspuren an den oberen Zähnen sind tiefer als an den unteren, da letztere mit ihrer schmelzbedeckten Fläche sofort die ungeschützten Lingualseiten der oberen Zähne angreifen. Dadurch, daß der untere Caninus die Mesialseite des oberen anschleift, entstehen hier scharfe, rechtwinklige Kanten, und die Spitze des oberen Eckzahns bleibt scharf (Phillips und Steinberg 1976). Gleichzeitig wird hierdurch der C^1 im Gegensatz zu dem rundum mit dickerem Schmelz bedeckten unteren Caninus ständig gekürzt. Dieser Vorgang ist im Zusammenhang mit der wichtigeren Schneide an der Hinterkante des oberen Eckzahns zu sehen. Der den Zahn stark abnutzende Schärfprozeß an dieser Schneide

erfordert, daß der Zahn ständig nachwächst. Dies erfolgt, wie auch bei den oberen Incisiven (Phillips und Steinberg 1976), durch Zementanlagerung an der Wurzelspitze (Abb. 1). Nun hält sich aber die Abnutzung des Eckzahnes und das Nachwachsen nur in seinem distalen Bereich die Waage. Denn der Vorderteil des Zahnes kann nicht in den durch das Schärfen bedingten Abtragungsprozeß mit einbezogen werden, weil der linguale Längswulst des C^1 dem im Wege ist. Schon aus diesem Grunde ist es also notwendig, daß der obere Eckzahn vom unteren von vorne her angeschliffen und damit gekürzt wird. Tatsächlich ist an einem adulten Schädel, bei dem der rechte untere Eckzahn abgebrochen ist, im Oberkiefer der Eckzahn der gleichen Seite um 0,3 mm länger als der linke.

Phillips und Steinberg (1976) erklären das Fehlen von randständigen Graten auf den durch Thegose angeschliffenen Flächen der Vampirfledermauszähne damit, daß allen Zähnen der Schmelz fehlt und sie dafür mit weicherem Zahnzement bedeckt sind. Nun steht aber das Vorhandensein von Zahnschmelz mit dem Fehlen der Grate nicht im Widerspruch, denn Every und Kühne (1971) stellen als ein Merkmal der Thegose heraus, daß durch sie Schmelz und Dentin gleichstark abgeschliffen werden, während nur die durch die Nahrung bewirkte Abrasion der Zähne den harten Schmelz als erhöhte Kante stehen läßt.

Storch (1968) weist darauf hin, daß bei *Desmodus* eine Überhöhung des Kiefergelenkes vorliegt. Durch diese Verlagerung der Gebißebene unter die des Gelenkes erfährt die Kieferbewegung beim Schließen eine zusätzliche, rostrade Komponente, die eine reibende und sägende Wirkung des Gebisses erzeugt. Während Storch die Vorteile dieser Kiefergelenkung für die speziellen Anforderungen beim Zubeißen aufgezeigt hat, wird nun klar, daß das überhöhte Gelenk des Unterkiefers bei *Desmodus* auch das Aneinanderreiben der Zahnflächen und damit die Schärfvorgänge fördert.

Das Schärfen der oberen Incisiven

Die Erhaltung der Schärfe der Incisivenschneiden von *Desmodus rotundus* läßt sich durch Thegose nicht erklären, da ja diese Zähne unter keinen Umständen andere Zähne berühren. Der von Phillips und Steinberg (1976) abgebildete Kratzer auf der sonst glatten mit Schmelz bedeckten labialen Incisivenseite besagt in dieser Hinsicht nichts. Vielmehr dürfte diese Spur durch Entlangbeißen an einer harten Verunreinigung in der Haut eines Nahrungstieres entstanden sein. Außerdem ist ja der Zahn, wenn auch spurenlos, nur lingual ausgeschabt (Abb. 2).

Die Vermutung von Greenhall (1972), daß die Zahnfleischtaschen, in denen sich die Incisivenspitzen bei Occlusion befinden, die Zähne schärfen könnten, ist unbegründet, da die Taschen mit glattem Epithel ausgekleidet sind und, darauf weist Greenhall selbst hin, dann offen bleibt, wie der proximale Abschnitt der Zahnschneide, der nicht in die Taschen gelangt, geschärft wird. Zu klären bleibt daher, was die Abnutzung auf der Lingualseite des Schneidezahns verursacht.

Es ist auszuschließen, daß die Blutnahrung die Vampirzähne angreift. Jedoch könnte beim Beißvorgang, der die Mahlzeit einleitet, etwas Schneidezahndentin abgeschabt werden. Da nun Vampirfledermäuse ihre Schneidezähne ausgesprochen selten einsetzen, theoretisch genügt ein Biß pro Nacht (Schmidt 1978), entbehrt auch diese Vorstellung einer vernünftigen Grundlage. Ferner würde diese Annahme nicht das Fehlen von Kratzspuren auf deren Lingualseite und die blankpolierten lingualen Incisivenspitzen subadulter Tiere erklären können.

Der von Greenhall (1972) beschriebene „shaving bite", der zum Entfernen von Haaren und Federn eingesetzt wird, braucht hier nicht berücksichtigt zu werden, da er mit den Eck- und Backenzähnen erfolgt.

Zunge-Zahn-Thegose bei *Desmodus rotundus*

Zwanglos lassen sich die ausgeschabten Bezirke auf den Lingualseiten der I[1] jedoch durch die Tätigkeit der Zunge erklären. Denn auf ihr sind die Felder mit den großen Hornpapillen so angeordnet, daß sie an den nicht durch Schmelz geschützten lingualen Flächen der Schneidezähne entlangstreichen müssen (Abb. 5). Außerdem ist die Zungenspitze sehr kräftig, können doch Vampirfledermäuse mit ihr sogar die Ohren von Meerschweinchen durchlöchern (Schmidt 1976). So erklärt sich ferner, weshalb an den I[1] jegliche Schleifspuren fehlen, denn auch die kleineren Fadenpapillen der Zunge wirken auf die Zahnflächen ein. Bei diesem Schärfvorgang durch die Zunge bleibt an der Zahnkante der sehr dünne, labiale Schmelz am längsten stehen und bildet so eine stets gleichbleibend scharfe Schneide.

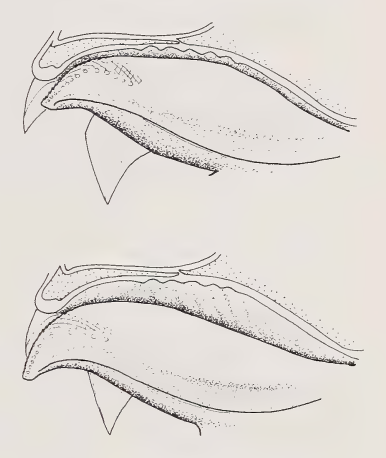


Abb. 5. Die Zunge von *Desmodus rotundus* in der rechten Oberkieferhälfte in Ruhelage (oben) und in Bewegung (unten). Die „Reibeflächen" der Zungenspitze streichen schon bei wenig geöffnetem Maul an den Lingualseiten des Schneidezahns entlang

Die Zunge der Vampirfledermäuse ist äußerst aktiv. So wird sie beim Anlecken der Bißstelle und beim Bluttrinken oft und schnell vor- und zurückbewegt. Auch bei der Körperpflege kommt sie zu längerem Einsatz (Schmidt 1978). Sehr wahrscheinlich wird bei diesen Aktionen die Zunge schabend an den ihr zugewandten Zahnflächen entlanggleiten, auch wenn die Tiere es vermeiden wollen, mit der Zunge über die scharfen Zahnkanten zu streichen. Ein Indiz dafür, daß auch beim Rausstrecken der Zunge die Zähne angeschliffen werden, sind die bei älteren Tieren leicht konvexen Innenseiten der Schneidezahnspitzen (Abb. 2). Besonders bei dem häufigen Öffnen und Schließen des Maules vor und während einer Mahlzeit (Greenhall 1972) wird die Zungenoberfläche regelmäßig an den Zähnen entlanggerieben. Hierdurch dürfte, außer durch Zungenbewegungen bei geschlossenem Maul, der Hauptteil des Zahnschärfens bewirkt werden (Abb. 5).

Bewegt sich die Zunge bei fast geschlossenen Kiefern vor und zurück, so schabt das zentrale Feld mit den größten Hornpapillen an den lingualen Vorderkanten der Incisiven auf und ab, während die seitlich verlaufenden Felder mit großen Papillen Material von der restlichen Innenfläche der Schneidezähne abtragen (Abb. 5). Am Gebiß eines älteren Exemplares von *Desmodus rotundus* läßt sich daher dem mittleren Hornpapillenfeld entsprechend dort, wo die zwei Schneidezähne aneinanderstoßen, eine beide Zähne erfassende flache Rinne erkennen. Die verstärkte Wirkung des „Zungenhobels" ist in diesem Bereich notwendig, da hier die Zähne am dicksten sind und ihre Spitzen nur erhalten werden können, wenn sie auch von der Medianen her angeschliffen werden. Bei einem anderen alten Stück ist zu beobachten, daß eine abgebrochene Schneidezahnspitze fast schon wieder glattgeschliffen wurde.

Schließlich sorgen auch an den Lingualflächen der oberen Caninen die entlangstreichenden Zungenseiten für die bereits geschilderten nicht strukturierten Abtragungen bzw. für die Verschleierung von Thegosespuren in deren Randzonen (Abb. 3).

Aus den mit *Desmodus rotundus* weitgehend übereinstimmenden Bezahnungsverhältnissen bei den anderen Vampirarten, *Diphylla ecaudata* (Schmidt 1976; Birney und Timm 1975) und *Diaemus youngi* (Schmidt 1976) mit vergleichbaren lingualen Ausschabungen an den Incisiven, was an Schädeln aus dem Senckenbergmuseum kontrolliert wurde, darf geschlossen werden, daß bei diesen Vampirfledermäusen der Zahnschärfmodus dem von *Desmodus* gleicht.

Durch EVERY und KÜHNE (1971) wurde für das gegenseitige Schärfen der Zähne der Begriff der Thegose eingeführt. Wenn auch der hier geschilderte Schärfvorgang an den Schneidezähnen von *Desmodus* sich erheblich von der normalen Thegose unterscheidet, so muß er doch als eine besondere Form desselben Prinzipes angesehen werden. Der Sinn im Zusammenspiel zwischen Zunge und Zähnen liegt im Scharfhalten der Incisiven und dementsprechend kann man von einer Zunge-Zahn-Thegose sprechen, im Gegensatz zur weitverbreiteten Zahn-Zahn-Thegose.

Ausgleich des Längenverlustes von Schneide- und Eckzähnen

Durch die Zusammenarbeit zwischen Ober- und Unterkieferzähnen sowie der Zunge beim Schärfen der Zahnschneiden erleiden die Incisiven und Caninen im Oberkiefer auf Dauer einen erheblichen Längenverlust. Dieser geht bei alten Vampiren soweit, daß die jeweilige Pulpa angeschliffen wird. Zu dem beschriebenen System gehört daher auch, daß erstens die Pulpa rechtzeitig mit irregulärem Dentin verfüllt wird (PHILLIPS und STEINBERG 1976), und daß zweitens die Schneide- und Eckzähne ständig nachgeschoben werden. Dies geschieht bei Vampirfledermäusen jedoch nicht wie bei wurzellosen Nagerzähnen durch dauerndes Nachwachsen, sondern hier erfolgt durch Hyperzementose, d. h. eine verstärkte Auflagerung von Zahnzement auf die Wurzelspitze, die anhaltende Verlängerung der betroffenen Zähne (PHILLIPS und STEINBERG 1976). Eine Voraussetzung hierfür ist die Tatsache, daß bei jungen Vampirfledermäusen diese Zähne bis tief in die Alveole hinein Kronencharakter haben. Da dies nun bei den Schneidezähnen ausgeprägter als bei den Eckzähnen ist, darf man daraus schließen, daß die Schneidezähne schneller abgenutzt, also intensiver geschärft werden als die Caninen.

Danksagung

Herrn W. LOPEZ-FORMENT, der mich in die Welt mexikanischer Fledermäuse einführte und mich damit auf das Thema brachte, schulde ich besonderen Dank. Herrn Prof. U. SCHMIDT, Bonn, danke ich herzlichst für seine wertvollen Ratschläge und das Material. Gleichfalls bin ich Herrn Dr. H. FELTEN wie auch Herrn Dr. R. HUTTERER für die Unterstützung und für die Bereitstellung von Untersuchungsmaterial aus dem Senckenbergmuseum, Frankfurt/M., bzw. aus dem Museum A. Koenig, Bonn, sehr dankbar. Bei den fotografischen Arbeiten war mir dankenswerterweise Herr J. BRACKELMANN sehr behilflich.

Zusammenfassung

Von *Desmodus rotundus* wurden die Oberflächen der Zähne juveniler und adulter Tiere sowie die vordere Zunge untersucht, um zu klären, wie I^1 und C^1 geschärft werden. Alle Zahnkronen weisen Schmelz auf, im Oberkiefer sind jedoch die lingualen Flächen frei davon und I^1 sowie C^1 besitzen labial nur eine extrem dünne Schmelzschicht. Das Vorhandensein von durch Thegose bedingten Anschliffspuren wurde für die lingualen C^1, P^1 und M^1 sowie für die mesiale Kante von C^1 bestätigt, nicht aber für die labiale Fläche von I^1. Im Unterkiefer werden $P_{1,2}$ und M_1 labial, C_1 an der Hinterkante angeschliffen. Demnach schärfen $P_{1,2}$ und M_1 die Hinterkante von C^1 sowie P^1, M^1 und C_1 schleift die Vorderkante von C^1 kurz. Der durch das Schärfen bewirkte Längenverlust des C^1 wird durch Zahnzementanlagerung an der Wurzelspitze ausgeglichen, wie es bereits für den I^1 beschrieben wurde.

Der I^1 alter Tiere ist lingual ohne erkennbare Schleifspuren ausgekehlt, und die vordere Zunge weist charakteristisch angeordnete Felder mit besonders großen Hornpapillen auf. Daraus ergibt sich, daß der I^1 lingual durch die Zunge abgeschabt und dadurch geschärft wird. Dieser Vorgang wird hier Zunge-Zahn-Thegose genannt.

Literatur

BIRNEY, E. C.; TIMM, R. M. (1975): Dental ontogeny and adaptation in *Diphylla ecaudata*. J. Mammalogy **56**, 204–207.

EVERY, R. G.; KÜHNE, W. G. (1971): Bimodal wear of mammalian teeth. In: Early Mammals. Ed. by D. M. Kermack and K. A. Kermack. New York, London: Academic Press. 23–26.

GREENHALL, A. M. (1972): The biting and feeding habits of Vampire bat, *Desmodus rotundus*. J. Zool. Lond. **168**, 451–461.

LINHART, S. B. (1973): Age determination and occurrence of incremental growth lines in the dental cementum of the common vampire bat *(Desmodus rotundus).* J. Mammalogy **54**, 493–496.
PARK, H.; HALL, E. R. (1951): The Gross Anatomy of the Tongues and Stomachs of Eight New World Bats. Trans. Kansas Acad. Sci. **54**, 64–72.
PHILLIPS, C. J.; STEINBERG, B. (1976): Histological and scanning electron microscopic studies of tooth structure and thegosis in the common vampire bat, *Desmodus rotundus.* Occas. Papers Mus. Texas Tech. Univ. **42**, 1–12.
PHILLIPS, C. J.; STEINBERG, B.; KUNZ, T. H. (1982): Dentin, cementum, and age determination in bats: a critical evaluation. J. Mammalogy **63**, 197–207.
NEUWEILER, G.; DALTON, S. (1981): Die Ultraschalljäger. GEO, Hamburg, H. 1 (1981), 98–113.
SCHMIDT, U. (1978): Vampirfledermäuse, Familie Desmodontidae (Chiroptera). Die Neue Brehm-Bücherei 515. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag.
STORCH, G. (1968): Funktionsmorphologische Untersuchungen an der Kaumuskulatur und an korrelierten Schädelstrukturen der Chiropteren. Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges. **517**, 1–92.
VILLA, R. B. (1966): Los murcielagos de Mexico. Mexico: Univ. Nacional Autonoma de Mexico.

Anschrift des Verfassers: Dr. HENNING VIERHAUS, Teichstr. 13, D-4772 Bad Sassendorf-Lohne

Communication in the southern Bat-eared fox *Otocyon m. megalotis* (Desmarest, 1822)

By J. A. J. NEL and M. H. BESTER

Mammal Research Institute, University of Pretoria, Pretoria

Receipt of Ms. 25. 10. 1982

Abstract

Use of visual, vocal, olfactory and tactile communication of bat-eared foxes in the Kalahari desert were related to their social organization and environmental features. Family groups forage close together and visual signalling predominates; vocalizations are few and soft, while urine marking increases in frequency in winter during pair-formation or reinforcement of existing pair bonds.

Introduction

The bat-eared fox is a small social canid, widespread in especially the drier areas of southern and eastern Africa. It favours short grass habitat and feeds primarily on insects, preferentially on termites *Hodotermes mossambicus* (NEL 1978; LAMPRECHT 1979). Subspecies occur in southern and eastern Africa, and in both areas a wide range of documented and potential predators and competitors exist.

Communication in bat-eared foxes has probably evolved in conjunction with their lifestyle and is adapted to enhance individual fitness in a particular habitat. Environmental differences would therefore, as in other aspects of their ecology and behaviour, be reflected in the method and frequency of use of a particular method or channel, of communication. Differences in the behavioural ecology of bat-eared foxes in eastern and southern Africa have been documented (NEL 1978; LAMPRECHT 1979) and differences in communication patterns can be expected. This paper gives an inventory of the ways in which the southern subspecies communicate, the context in which these occur and the constraints that operate, and briefly compares it to described communication in the East African form.

To understand the context of the communication methods of the foxes we studied, we

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4805-0277 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 277–290

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

give a short summary of their lifestyle and annual cycle. Bat-eared foxes form monogamous pairs which persist for at least a year, possibly longer. Pair-formation occurs in winter (June–July), young are born from October–December in our study area, and nuclear family groups stay together for up to 7 months, till break up occurs in June–July. Sibling groups can possibly stay together for longer, and breeding starts at an age of ca 18 months. In our main study area (the southwestern Kalahari) territoriality is absent and groups intermingle freely while foraging, which obviously reduces the need for ways of advertising territories. In addition, in an environment with very high diurnal summer temperatures, and where bat-eared foxes are normally diurnally active except in mid-summer, normal physiological constraints place a limit on the use of e.g. urine in olfactory communication. Other moulding factors in the communicatory pattern of the bat-eared foxes we studied are their habit of group foraging, with members rarely >200 m and usually <30 m apart in open terrain, resting together and frequent allogrooming.

Only the communicatory patterns perceivable by us are given below and those listed must be regarded as being a minimum count, while some nuances in graded signals probably also escaped our notice.

Study area and methods

Data reported were mostly obtained in the Kalahari Gemsbok National Park, a 9454 km^2 area in the southwestern Kalahari with a rainfall of 200–250 mm per year. Topographically it consists of duneveld, with long usually parallel dunes up to 15 m high covered with grass, shrubs (e.g. *Rhigozum trichotomum*) and scattered trees; and the bare beds of two normally dry rivers. Merging into the riverbeds are low-lying flats, often with a good grass cover of low-growing *Stipagrostis obtusa* and small *R. trichotomum.* For a detailed description of the vegetation see Leistner (1967). Data accrued in the course of an ongoing study on foraging behaviour and communicatory behaviour was only occasionally specifically studied, resulting in small sample sizes for some actions. The number of animals studied, duration and distance followed reflect this. Most data are from free-ranging foxes (ca 48) observed for 87 h 53 min in the bed of the Nossob River, with supplementary information from a captive group (1♂, 2♀♀) in the National Zoological Gardens, Pretoria. Groups or individuals were followed by vehicle, during summer at night when moonlight or foglamps provided illumination, or by day in winter. Observations were recorded on tape and later transcribed. For logistic reasons data were only obtained in midsummer (December–January) when pairs had cubs at the den or with them foraging, or else winter (July) at or immediately after the time that family groups break up and pairs are formed.

Results

Visual displays

The muzzle, eye region and especially the ears (large, and top borders fringed with black contrasting hair to the lighter insides) as well as the black-tipped tail with its dorsal longitudinal black stripe are conspicuously marked and provide important sources of visual signals.

The behavioural context, and the different parts of the body involved during diplays are (see also Table 1):

Agonistic

1. Facial displays (Figs. 1 and 2)

a. Head up (Fig. 1a and b). Head held high, eyes open, ears erect and directed forwards, mouth closed. Used when looking intently at object (another fox or jackal some distance away). With increasing alertness (e.g. close proximity of conspecific) the base of the ears are closer together. In threat situations accompanied by arched neck, back and tail.

b. Head forward (Fig. 2a and b). Head held slightly lower, with ears turned sideways and pulled slightly sideways or back. Mouth closed. Body often in a crouched position. Used, for example, on approach by a conspecific.

Fig. 1. Facial displays of the bat-eared fox: a = head up; b = head up, at increased alertness; c–e = gape; note change in ear position as intensity increases from c–e

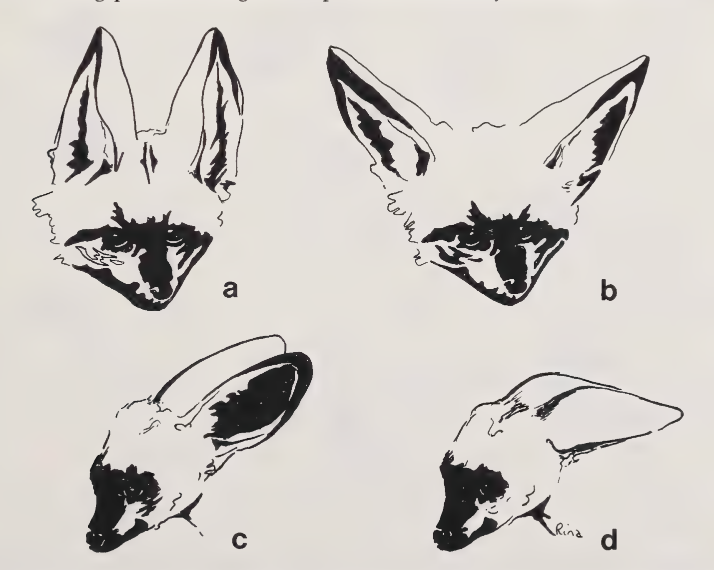


Fig. 2. Facial displays of the bat-eared fox: a = head forward; b = head forward, but change in ear position probably correlates with change in motivation state; c and d = ears back

c. Gape (Fig. 1 c–e). Head held low, ears pulled sideways and down, mouth slightly open ("defensive gape threat"). Animal still crouching and may growl softly. Before the mouth opens the upper lips are slightly puckered. Given, for example, on very close approach of a conspecific.

d. Ears back (Fig. 2c and d). Head held low (when individual is lying down, can be close to or on ground) with ears pulled right back against head. Given when showing fear or submission, e.g. on approach of predator (brown hyaena *Hyaena brunnea*) or another fox. This display can grade into a grin, with the head still low, or turned sideways (see inguinal presentation below), mouth slightly open, lips pulled back, and teeth showing: the latter in cases of extreme submission.

These displays are graded, with various combinations of ear and lip positions probably relating to motivational thresholds; the above descriptions are thus somewhat arbitrary points in an aggressive-defensive continuum (Figs. 1 and 2). An individual when approached by man usually gives a short bark and takes flight following position c above.

2. Tail Position

The black tip and dorsal stripe of the tail stands out clearly and increases the effectiveness of signalling through different positions, owing to the heightened contrast.

Position of the tail varies from hanging down to erect and arched in an inverted U shape. These positions correlate with increased aggression, dominance or type of activity (Fig. 3). The arched, inverted tail position (Fig. 3h) is especially evident in dominance, threat or aggressive encounters, or sexual arousal (see also KLEIMAN 1967). It also occurs, however, during play and defaecation.

An erect tail, with tip at an angle of 45°, (Fig. 3j) is very occasionally seen and seems to function as a "rallying" signal, when a group is foraging and especially playing, in long grass or shrubs. Straight horizontal tail positions are found only in contexts such as running, chasing other species (e.g. black-backed jackals *Canis mesomelas*), flight or in

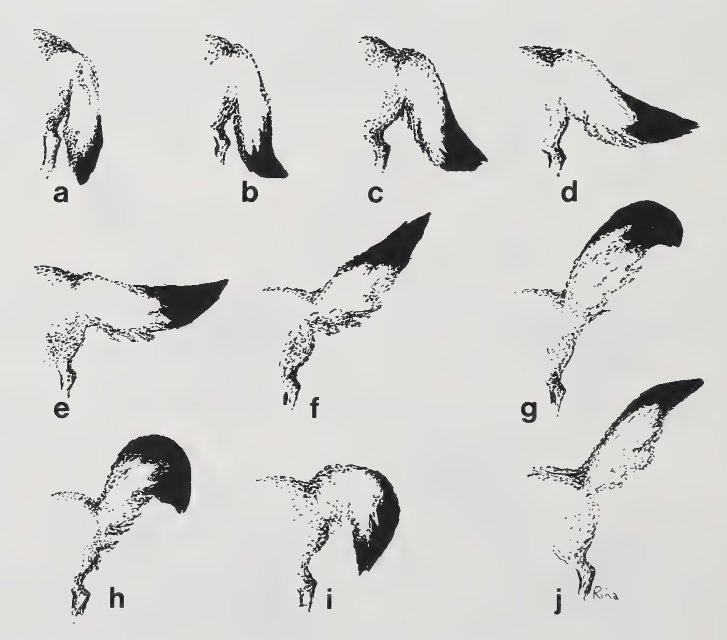


Fig. 3. Tail positions of the bat-eared fox: a–h = change in position related to increase in aggression or dominance; e= horizontal tail; h = inverted U tail; i = inverted tail during defaecation; j = pointed tail

Table 1

Number and context of different visual displays by bat-eared foxes during summer and winter in the southern Kalahari

See text for description of displays

Displays	No. observed Summer	No. observed Winter	Situation eliciting display	Result
Head forward[1]	11	2	Approach of possible predators; vehicle	Signaller usually moves off; other group members become attentive
Gape face[1,2]	11	7	Meeting other foxes; approach of predators; when approaching other fox with food; close approach of vehicle	Lessens aggression of receiver; can be followed by signaller adopting arched tail, grin
Grin	1	2	When threatened; during inguinal presentation	Signaller can run away
Arched neck and back[1] (in conjunction with arched tail)	4	–	Approach of jackal, strange fox	Jackal retreats
Arched tail (Agonistic context)	13	3	Approach of jackal, brown hyaena; meeting other foxes; smelling paste marks of brown hyaena; smelling inguinal region of ♀	Jackal run off; other foxes move away; ♀ urine-marks
(Play context)[3]	8	–	Group-mates playing; to solicit play	Play ensues
(Elimination)	17	9	Physiological need to defaecate	? Stimulation of others to defaecate
Pointed tail	3	3	Invitation to play; to rally group members on sudden appearance of possible predator	Other rush to join signaller; join group
Tail flick (modified wag)	7	–	Cubs to ♂ when greeting, during play, when bring chased; when surprised by jackal	Play continues
Pilo-erection[1]	1	–	Threatening possible predator (jackal)	Jackal moves off
Crouch/crawl	6	–	♀ approach ♂/♂ threatened by other ♂ with cubs	♂ allogroom ♀; ♂ sniffs inguinal region of ♀ and sits down next to ♀; greeting; receiver sniffs signaller, bites him, signaller runs off
Play bow	2	–	To elicit play	Play ensues
Inguinal presentation	3	–	♀ when threatened by strange ♂/♂ towards other ♂	♂ sniffs region, then moves on, ♂ sniffs region, then neck; two ♂♂ then forage together
Total	87	26		
No/h	1,26	1,20		

[1] Also interspecifically. – [2] Could also function to make fox less visible, when combined with lying down curled up. – [3] In group context – single score or whole or part of group playing.

submission (when it is held flat to the ground). The tail is never tucked between the hindlegs, even in cases of extreme submission. Tail wagging is absent, except in cubs (see also BERRY 1978), although a modified form of wagging occurs when the tail is erect (KLEIMAN 1967). However, as this occurs in play, it can also function to assist rapid turning of a running individual; when being chased (by conspecifics or predators) the tail can be rapidly flicked to one side, especially when making sharp and abrupt turns in an emergency.

3. Body Postures

a. Arching of the neck and back, in conjunction with an erect head, can occur when threatening conspecifics or individuals of other species. In a defensive threat context the back can remain arched but the head is then lowered, neck extended, and ears pulled back. A variation of this posture, with ears cocked forward, mouth opened, occurs when cubs attempt to follow an adult from the den. This seems to coerce the cubs to return to the den, but whether only a purely visual signal is involved, or a very soft vocalization as well, is unknown.

b. Crouch: forepart of the body is lowered, forelegs stretched out, and back part of body raised, head low and ears pulled sideways or back. This posture, which is common to most canids as a submissive display, also occurs when eliciting play, ("bow" of LEHNER 1978) and here could function as metacommunication; often play-fighting follows. This posture is occasionally used in greeting (contact behaviour), sometimes in exaggerated form with the body supine and tail stretched out straight behind – a typical belly-crawl.

c. Inguinal presentation, by a submissive individual. The animal rolls over onto its side and then back, with uppermost back leg pulled back to expose the inguinal region, and head turned sideways. More commonly performed by females towards strange males, than between males. This display also occurs during play (see also LAMPRECHT 1979).

4. Piloerection

In extreme cases of threat piloerection of hair on the neck, shoulder, rump and tail can occur, thereby increasing the visual size of the individual. Piloerection invariably occurs only in conjunction with an arched neck, back an tail, and is directed commonly towards possible predators, e.g. black-backed jackals.

Play

Both adults and young play, after a rest or in the course of foraging. Play can be in brief bouts, or up to a few minutes in duration. Many of the signals described above in agonistic situations also occur in the context of play: the erect or pulled-back ears; arched tail; crouch; etc. In play, however, a body posture absent in the previous context occurs: the head is held high, but the ears are pulled back somewhat or sideways; back and tail arched, and gait a stiff-legged walk.

Greeting

Greeting involves visual, tactile and probably also olfactory signals. Bat-eared foxes seem able to recognize individuals up to 30 m away, and either ignore them, stare intently (and sometimes approach closely) or attack without any preliminary displays.

The approach display functions as a symbolic token of submission (LE CLUS 1971) in greeting between pair mates or group members and during courtship. It is a low intensity submissive display by the approaching individual which keeps its head slightly lowered, neck extended, ears pulled back and muzzle orientated towards the mouth corner of the other individual. This display is received by a head high, tail down posture. During courtship this display is accompanied by a raised tail. "Greeting" by nuzzling the tip of the mouth is common.

The supine body position or belly-crawl (see above) is also used in the context of greeting; although submissive in nature, it was used by the ♀ of a mated pair when approaching the male guarding the young.

Vocalizations

Bat-eared foxes in the Kalahari seem to use few loud vocalizations, and these somewhat sparingly as in East Africa (LAMPRECHT 1979). Vocalizations are either approach-eliciting or contact calls, or else warning (agonistic) calls. Those in the first category are all soft, and do not function over any distance (cf. howls of black-backed jackals) so cannot be used as a spacing mechanism. The high-pitched and penetrating warning and mobbing calls on the other hand occur very infrequently.

Nine vocalizations are recognised and described in Table 2. It is probable that this Table is an over-simplification and more intensive study should further refine the categories given (see e.g. LAMPRECHT 1979). As many vocalizations are soft and unobtrusive they are easily missed; also no communal vocalizations occur.

The approach-eliciting whine (contact whine of LAMPRECHT 1979) is used to call cubs from the den to the adult lying outside, or when moving off from the den, or to call the

Table 2

Bat-eared fox vocalizations and their behavioural context[1]

Vocalization	Context	Distance	Volume
A. Contact			
soft whine/mew	calling cubs or mate to follow/contact/during grooming	short-medium	low
woof/growl/hiss	warning cubs/warning	short	low
short whistle	grooming	short	low
chirping call	deserted cubs/cubs separated from each other	short-medium	low
B. Agonistic:			
growl/snarl/hiss	defence/agonistic/when threatened or chased	short	medium
snarl/yap	agonistic	medium	medium-high
scream/distress cry	when wounded	long	high
short bark	warning/when surprised/ when threatened	long	high
high-pitched bark	mobbing call	long	high

[1] Pers. obs. and data from LAMPRECHT (1979) and BERRY (1978).

cubs to follow an adult into the den. It is used as well between adults foraging some distance apart, especially to "call" one to a productive food patch.

The bark is usually directed at conspecifics or competitors, but so far we have not heard it being given towards possible predators. It is uncommon, and usually uttered when conspecifics from other groups approach a den with cubs too closely. The high-pitched mobbing bark is used when black-backed jackals approach a den with young cubs, (when this bark causes nearby pairs of foxes to start running towards the pair defending their den) and when mobbing brown hyaenas (MILLS 1978). In captivity, when competing for favoured food items in short supply, members of a group softly snarl, growl or hiss at each other; when actually fighting the growling is louder and they also yap and hiss.

Scent-marking

Urine, faeces and glandular secretions are commonly used by mammals for scent-marking specific objects or areas, but for canids data are mostly on urine-marking and to a lesser extent faecal-marking (e.g. Kleiman 1966; Henry 1977; Macdonald 1979 a and b, 1980; Rothman and Mech 1979; Bowen and Cowan 1980; Wells and Bekoff 1981).

Urine-marking

Postures adopted by bat-eared foxes when urinating are the FLU (forward lean urination), RLU (raised leg urination), and SQU (squat urination). During urination for presumably physiological reasons (urine not directed to a particular object, or previous urination – Kleiman 1966) the FLU is commonly used by males, and the SQU by females (see also Lamprecht 1979). When marking (directing urine onto a particular object, previous urination or faeces) males assume the RLU, and females the SQU. No vertical objects were ever seen to be marked. Scratching never occured before of after urine-marking, in contrast to coyotes (Wells and Bekoff 1981), nor did rolling in or next to the urination ensue.

In the field marking was observed rarely in summer (4,8 % of urinations, n = 21), and more often in winter (56,5 % of urinations seen, n = 23). Marking sometimes comprised double marking (38,5 % of markings seen, n = 13), with the female marking first, followed by the male (i.e. a SQU followed by a RLU). Only once was defaecation (DEF) of a female followed by a male RLU over it. Single animals were only very infrequently observed and no cases of marking seen; marking thus only was found in pairs or larger groups. Double marking ensued both between presumably incipient pair members, and in groups of up to four subadults (see also Lamprecht 1979). Urine-marking also occurred on its own, never (as far as we could determine) in conjunction with glandular marking, or scratching, and very seldom with defaecation, in contrast to the situation in coyotes (Bowen and Cowan 1980). The stimuli eliciting marking by females were presumably the close attention of the male, and for double marking by the male the urination of the female.

Even though urination (and defaecation) took place sometimes immediately, sometimes 5 min and >100 m away following encounters with strange (non-group member) foxes, interactions were normally minimal and it is doubtful if these encounters served to elicit marking – the frequency did not increase after such encounters. Another stimulus, only seen once, was a fresh paste-mark of a brown hyaena which elicited jumping, snapping at it, and finally RLU marking by a male.

Only once was a male seen to sniff the dark spot, mid-dorsally, on the female's tail, before double-marking. Whether this dark spot contains a supra-caudal gland is unknown. Whether some marking was elicited by previous urination before our observations is doubtful, as in an arid environment evaporation of these would be rapid.

As found by Lamprecht in East Africa urination, whether incidental or for marking, occurred anywhere in the home range.

Frequency of urination differed markedly between summer (0,4 urinations km^{-1}, or 0,16 fox-km^{-1} and 0,39 h^{-1}) and winter (1,7 urinations km^{-1}, or 0,6 per fox-km^{1} with 1 urine-mark km^{-1} or 1,13 urinations including 0,7 urine-markings h^{-1}). During July 1980 in two groups of respectively five and six foxes frequent double-marking between a male and female occurred – once, over 0,6 km moved in 1 h marking took place five times; on another occasion over 2 km moved in 3 h 15 min the pair marked nine times. This no doubt can be related to the role played by urine-marking in pair formation (cf. Rothman and Mech 1980 for wolves) and secondly the lower ambient temperature. On the other hand during summer foxes were followed mostly at night, which could have led to some urinations passing unnoticed.

In the captive group only urine-marking was observed. The ♂ marked throughout the year, in the following situations:
1. Smelling (and then marking) a marking spot
2. after smelling a female's vulva
3. after self- or allogrooming
4. after smelling a conspecific urinating, and then smelling the urine
5. after eating
6. after having a fright
7. after an aggressive interaction
8. after walking around for a while

Marking took place at three localities in the enclosure but were most frequent at one. Again no vertical objects were marked (see also KLEIMAN 1966), and a SQU was always assumed. The females only started marking when coming into oestrus, but this did not raise the frequency of male marking. Females marked far less (1,2 and 0,4 day^{-1} vs. 8 day^{-1}) than the male. No rolling occurred after defaecating but one female did roll in the other's urine.

Defaecation

Defaecations were more common than urinations both in summer and winter (Table 3) and could therefore better serve a communicating function. Defaecation took place anywhere on the home range, resulting in single scats, or near the burrow (see als BERRY 1978) or resting spot, resulting in "extended" middens with numerous scats (> 30) in an area of ca 20–30 m^2. Whether this can be construed as a "latrine" is doubtful. From a den containing 10 foxes (2 adult, 8 young) in February 1976, individuals would move 20 m away upwind and defaecate in quick succession following emergence in the afternoon and before leaving to forage. On other occasions this same group (and others, on other occasions) only defaecated some 10–15 min and > 200 m away from the den. While defaecating, both sexes assume the squat position, with the tail either horizontally behind the animal, or slightly lifted at the base but dropping to the ground, or more usually raised in the inverted U position, in which case it could serve as a visual display for social stimulation since a chain reaction (defaecation by other members) then usually ensued. Single scats ensuing from group defaecations therefore were deposited throughout the home range, but in different parts on different days.

Table 3

Comparison of the use of different types of communication by bat-eared foxes in the Kalahari

Communicating channel	No. and frequency/h			
	Summer		Winter	
	No.	Frequency	No.	Frequency
Olfactory				
Urinations	20	0.29	9	0.40
Urine-marking	1	0.02	14	0.20
Defaecation	49	0.71	25	1.11
Visual	87	1.26	27	1.20
Vocal	7	0.1	8	0.36
Tactile	48	0.70	18	0.80
Total	212	3.08	101	4.49

Multiple defaecating bouts by an individual are common, especially after leaving a den containing cubs when 2–3 defaecations, usually 3 bouts/5 min, close to (< 50 m) of the den would result. Defaecations followed by urinations were only observed when adults left a den or resting spot.

Glandular secretions

The use of glandular secretions in communication by *Otocyon* is unknown. Scratching apart from digging for food is absent; thus whether interdigital glands play a role (if at all present) is obscure. It is also doubtful if the hair split on the back contains a gland, used when rolling – LAMPRECHT (1979) found no signs of a gland in this region, and areas rolled on are very seldom sniffed at afterwards.

In bodily contact, however, smells could be important. Physical contact occurs primarily in approach situations, or when resting together. Inguinal presentation during submission, followed by a sniff of this region by the dominant fox, occurs very infrequently.

Tactile communication

Huddling by cubs and adults are common, as are allogrooming, both between young and adults, and adults throughout the year (see also KLEIMAN 1967; LAMPRECHT 1979). During huddling the chin of one fox often rests on rump of another, and in allogrooming more attention (64,9 % of noted allogrooming, n = 57) is given to the face, with its contrasting marking (found also by KLEIMAN 1967 but not by LAMPRECHT 1979). Nuzzling of the mouth (licking and nibbling nuzzle) of parents by cubs, especially when the adults return to the den occurs, but as no regurgitation of food to the young has ever been noted (see also LAMPRECHT 1979) this behaviour probably functions as an approach/greeting display, as it is also carried into adulthood. According to LEHNER (1978) this behaviour (face-licking) in the coyote is a submissive display that has evolved from food-begging in the neonate.

Nuzzling of the inguinal region of the female by the male was only noted in the context of pair formation (no matings were seen).

Contactual-circling and standing-over, as found in e.g. coyotes (LEHNER 1978) was never observed.

Table 4

Tactile communication in bat-eared foxes in the Kalahari

Behaviour	No. observations Summer	No. observations Winter	Context	Result
Muzzle licking (nuzzling)	7	–	Cub greeting parents	Sometimes play ensues; allogrooming of cubs by parents; suckling
Allogrooming	23	8	When joining up with pair members of group, during huddling and in pair-bonding	Reciprocal allogrooming, probably reassurance
Huddling[1]	1	14	Possible thermoregulatory role	? Lessen heat loss of individuals
Biting	4	–	Chasing jackals off den with cubs	Jackals flee
Snapping	13	2	Disputes over ownership of food items, ♀ to discourage suckling attempts by cubs	Gape, crouch by receiver; cub moves to ♂
Jumping/pawing[1]	2	–	During play	Play continues
Total	50	24		
No/h	0.73	1.07		

[1] In group context – single score for whole of part of group participating.

The body or hip-slam only occurred when bickering over food, especially in captivity and very occasionally in the field (only noted on two separate occasions) and during play. In the latter instance the motivation eliciting the slam is probably different, as before play metacommunication occurs. During aggression one fox will grab the other by the scruff of the neck or shoulder, may snap at it and bite; this can also occur interspecifically. During play foxes can rear on the hindlegs and paw at each other (see also Lamprecht 1979).

Discussion

The bat-eared fox is a canid with a large repertoire of often graded signals. Among the foxes it is the most gregarious (Kleiman 1967). The differences in social groupings in summer (parents with small cubs, often at a den) and winter (break up of nuclear family group into a pair and probably sibling group) is to some extent reflected in the differences in frequency of communication types – olfactory communication, especially marking, is virtually absent in summer and much more prevalent in winter. Similarly the frequency of vocalizations is much higher in winter (Table 3). It is possible that these two means of communication are more valuable in pair-bonding than the others, which show nearly equal frequencies in the two broad seasonal categories.

Some years ago Kleiman (1967) suggested that the more social canids can be expected to have a wide range of visual signals (the prediction that less social canids should have a reduced range has not been substantiated) and this is certainly the case in the bat-eared fox, where especially ear and tail positions are flexible along a continuum, in all probability affording a finely graded series of messages as in other social canids e.g. the coyote *Canis latrans* (Lehner 1978) and wolves *C. lupus* (Schenkel 1947). Contrasting colouration (black fringed ears, facial markings and black-tipped and dorsally-striped tail) and both head and tail displays would enhance the visual impact and thus effectiveness of signal transfer. Of all visual signs changes in tail position is most obvious and common, followed by varying the position of the ears. The raised position of the tail, in conjunction with the contrasting markings, constitute an obvious and effective visual signal; however, if a dorsal tail gland is present this position could enhance odour-dispersal (Kruuk jn litt). As in other canids, e.g. the coyote (Lehner 1978), erect ears signify heightened interest, and aggression, while pulled back ears denote submission. In conjunction with the head elevation and extension, tail position and general body posture finely graded variations in agonistic content can thus be expressed. Eyes and mouth seem to play a subservient role in this species.

Some signals could also have evolved through ritualization into displays e.g. the arched, inverted U shape of the tail, raised to avoid soiling when defaecating, but used now in other contexts as well. Similarly some signals or displays may have different meanings according to the context in which they occur as, for example, the crouch which can occur in agonistic encounters, contact/greeting between pair members, and play solicitation, in which case it can also function in a metacommunicative way.

Although the bat-eared fox uses a number of vocalizations these are for the most part soft contact or approach-eliciting sounds which do not carry far (see also Lamprecht 1979). In the first instance vocalizations would evolve in adaptation to the group-living social system, where group members usually den or rest together, and forage in company although spread out. In the southwestern Kalahari territoriality is absent and therefore vocal spacing mechanisms do not operate – there are no communal vocalizations, and the only loud barks are in response to predators; fighting is rare in nature. The higher incidence of calling in winter (Table 3) probably also, as e.g. in the black-backed jackal (Skead 1973) coincides with a peak in sexual activity (pair-formation), but not in territory establishment, as this is absent in Kalahari *Otocyon.*

As in previous studies (KLEIMAN 1966; LAMPRECHT 1979) urine-marking was found to occur nearly exclusively during the pair-bonding period, with double markings occurring, usually with the male overmarking the urination of the female on elevated objects such as a grass tuft or low shrub. Double markings were far less frequent (38,5 %) than in other canids, e.g. the coyote (ROTHMAN and MECH 1979) although also in the context of pair-formation, and also less than found by LAMPRECHT (1979) for bat-eared foxes in the Serengeti. No "handstands" as in red foxes *Vulpes vulpes* (MACDONALD 1980) or golden jackals (GOLANI and MENDELSSOHN 1971) were ever seen. However, both urine-marking and "non-marking" urinations are infrequent, but more common in winter. We suggest that in our study area normal physiological constraints of semi-deserts operate as free water is scarce, and that little liquid waste-products are available. In winter with lower diurnal temperatures (when the foxes are active) this constraint will be somewhat less. This is supported by the findings that defaecations are much more common. Again, the use of urine-marking of territorial boundaries or routes is absent in contrast to golden jackals *Canis aureus* (EISENBERG and KLEIMAN 1972; MACDONALD 1979b), but agreeing with the finding of LAMPRECHT (1979) in Serengeti, and urinations occur throughout the home range. We have never observed foxes to scratch in conjunction with urinations, urine-marking or defaecation thereby visually strengthening an olfactory signal as in dogs or coyotes (BEKOFF 1979; WELLS and BEKOFF 1981). There is also no evidence that bat-eared foxes use urination to mark food-depleted areas, or mark food sources such as the red fox (HENRY 1977).

Total urinations therefore, including urine-marking, is fairly infrequent ($< 1\ h^{-1}$) compared to wolves which encounter a scent-mark every 2–3 min (PETERS and MECH 1975) or coyotes which encounter a scent-mark every 3–4 min (BOWEN and COWAN 1980). The low frequency of encountering such scentmarks, whether deposited specifically or incidentally, by foxes in the Kalahari would greatly reduce their communicative value.

The habit of a group defaecating near a den or resting spot would olfactorily advertise important areas in the home range. On several occasions cubs were seen to run to a particular area 20 m away from the den to defaecate; even though the inverted U tail could serve as a social stimulation this would not necessarily mean all members would defaecate in the same small area unless the "extended midden" served some purpose. As with urination, single defaecations were not deposited along home range boundaries (and these are very fluid), in contrast to e.g. golden jackals (MACDONALD 1979b) or pathways (KLEIMAN and EISENBERG 1973). Rather defaecations by bat-eared foxes were concentrated near the "core" of the home range and not the perifery. Bat-eared fox defaecations were always on the bare ground and never on elevated structures such as grass tufts, as is common by the sympatric territorial black-backed jackal.

Thus whether defaecation, apart from elimination, had a marking function is not clear. Haphazard deposition apart from near dens or resting spots, and the absence of the need for territorial demarcation (in contrast to the golden jackal – see MACDONALD 1979b) mitigate against such a function. On the other hand anal gland secretions could increase the scent of defaecations, especially when concentrated near dens and resting spots, thus advertising important parts of the home range.

The other two sympatric canids, the black-backed jackal and silver fox *Vulpes chama* are both less gregarious (mated pairs, single individuals respectively) than the bat-eared foxes but both exhibit a range of visual displays (FERGUSON 1978, 1980; BESTER 1982) and both are more vocal. The black-backed jackal is territorial and communal howling in this species probably serves as a spacing mechanism. In the Serengeti, on the other hand where the bat-eared fox and black-backed jackal are also sympatric, the latter never howls; here howling is often performed by the golden jackal which often occurs together with the black-backed jackal (KRUUK in litt.).

It would seem therefore that the use of specific communicatory channels in the bat-

eared fox in the Kalahari can be correlated to its lifestyle – cohesive and persistent groups, non-territoriality with subsequent few agonistic encounters, foraging in open terrain and normally very low levels of humidity, and the preference for a diurnally-active prey, the harvester termite. Thus olfactory communication is somewhat reduced compared to territorial canids in temperate regions, as are loud vocalizations, and emphasis is put on a graded range of visual displays.

Acknowledgements

We thank the National Parks Board and the National Zoological Gardens, Pretoria, for permission to work in areas under their jurisdiction, and Drs. Hans Kruuk, Jürg Lamprecht and M. G. L. Mills and Prof. John Skinner for many useful comments on previous drafts of this manuscript. During this study Bester was in receipt of a Council for Scientific and Industrial Research bursary.

Zusammenfassung

Kommunikation beim südlichen Löffelhund, Otocyon m. megalotis (Desmarest, 1822)

Optische, akustische, chemische und taktile Kommunikation freilebender Löffelhunde der südwestlichen Kalahariwüste und von einer kleinen, in Gefangenschaft lebenden Gruppe wird beschrieben.

Es wird ein weites Spektrum visueller Zeichen benutzt; Ohren, Körper und besonders die Schwanzhaltung spielen eine herausragende Rolle. Kontrastierende Haarfärbung der Ohrränder und des Schwanzes betonen dieses Organe. Die Haltung des gehobenen Schwanzes in Form eines umgekehrten U ist sehr kennzeichnend für diese Tiere; sie kommt bei agonistischen Zusammentreffen und während des Spiels vor. Schwanzwedeln tritt nur bei Welpen auf.

Vokalisationen sind meistens leise und fungieren in Annährungs- und Begrüßungssituationen. Kommunale Vokalisationen kommen nicht vor, und laute Rufe werden nur beim Vertreiben von Feinden oder Einschüchtern von Artgenossen geäußert.

Olfaktorische Markierung kommt selten vor, und die Frequenz von Urinmarkierung ist im Winter (wenn die Paarbildung stattfindet) viel größer als im Sommer. Es wird angenommen, daß die geringe Frequenz von Urinmarkierung mit dem Fehlen von Territorialität zusammenhängt. Defäkation kommt häufiger vor als Urinieren, und ausgebreitete Kothaufen befinden sich in der Nähe von Lager- und Rastplätzen.

Zwischen Gruppenmitgliedern werden sehr oft Körperpflegehandlungen beobachtet, im Gesicht häufiger als an anderen Körperregionen.

References

Bekoff, M. (1979): Ground scratching by male domestic dogs: a composite signal. J. Mammalogy **69,** 847–848.

Berry, M. P. S. (1978): Aspects of the ecology and behaviour of the bat-eared fox, *Otocyon megalotis* (Desmarest, 1822) in the upper Limpopo River valley. Unpubl. MSc. thesis, Univ. Pretoria.

Bester, J. L. (1982): Die gedragsekologie en bestuur van die silwervos *Vulpes chama* (A. Smith) met spesiale verwysing na die Oranje-Vrystaat. Unpubl. MSc. thesis, Univ. Pretoria.

Bowen, W. D.; Cowan, I. McT. (1980): Scent marking in coyotes. Can. J. Zool. **58,** 473–480.

Eisenberg, J. F.; Kleiman, D. G. (1972): Olfactory communication in mammals. Ann. Rev. Ecol. Syst. **3,** 1–32.

Ferguson, J. W. H. (1978): Social interaction of black-backed jackals *Canis mesomelas* in the Kalahari Gemsbok National Park. Koedoe **21,** 151–162.

— (1980): Die ekologie van die rooijakkals *Canis mesomelas* Schreber, 1773 met spesiale verwysing na bewegings en sosiale organisasie. Unpubl. MSc. thesis, Univ. Pretoria.

Henry, J. D. (1977): The use of urine marking in the scavenging behaviour of the red fox *(Vulpes vulpes).* Behaviour **61,** 82–106.

Golani, I.; Mendelssohn, H. (1971): Sequence of precopulatory behaviour of the jackal (*Canis aureus* L.). Behaviour **38,** 169–192.

Kleiman, D. G. (1966): Scent marking in the Canidae. Symp. zool. Soc. Lond. **18,** 167–177.

— (1967): Some aspects of Social behaviour in the Canidae. Amer. Zool. **7,** 365–372.

Kleiman, D. G.; Eisenberg, J. F. (1973): Comparisons of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. Anim. Behav. **21,** 637–659.

Lamprecht, J. (1979): Field observations on the behaviour and social system of the bat-eared fox *Otocyon megalotis* Desmarest. Z. Tierpsychol. **49,** 260–284.

Le Clus, F. (1971): A preliminary, comparative investigation of feeding, communication and reproductive behaviour in *Vulpes chama* (A. Smith) and *Otocyon megalotis* (Desmarest). Unpubl. BSc. Hons. project, Rhodes University.

LEHNER, P. N. (1978): Coyote communication. In: Coyotes, Biology, Behaviour and Management. Ed. by M. BEKOFF. New York: Academic Press. 127–162.
LEISTNER, O. A. (1967): The plant ecology of the southern Kalahari. Mem. bot. Surv. S. Afr. **38,** 1–172.
MACDONALD, D. W. (1979a): Some observations and field experiments on the urine marking behaviour of the red fox, *Vulpes vulpes.* Z. Tierpsychol. **51,** 1–22.
— (1979b): The flexible social system of the golden jackal, *Canis aureus.* Behav. Ecol. Sociobiol. **5,** 17–38.
— (1980): Patterns of scent marking with urine and faeces amongst carnivore communities. Symp. zool. Soc. Lond. **45,** 107–139.
MILLS, M. G. L. (1978): Foraging behaviour of the brown hyaena (*Hyaena brunnea* Thunberg, 1820) in the southern Kalahari. Z. Tierpsychol. **48,** 113–141.
NEL, J. A. J. (1978): Notes on the food and foragaging behavior of the bat-eared fox *Otocyon megalotis.* Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist. **6,** 132–137.
PETERS, R. P.; MECH, L. D. (1975): Scent-marking in Wolves. Am. Scient. **63,** 628–637.
ROTHMAN, R. J.; MECH, L. D. (1980): Scent-marking in lone wolves and newly formed pairs. Anim. Behav. **27,** 750–760.
SCHENKEL, R. (1947): Ausdrucks-Studien an Wölfen. Behaviour **1,** 81–129.
SKEAD, D. M. (1973): Incidence of calling in the black-backed jackal. J. sth. Afr. Wildl. Mgmt Ass. **3,** 28–29.
WELLS, M. C.; BEKOFF, M. (1981): An observational study of scent-marking in coyotes, *Canis latrans.* Anim. Behav. **29,** 322–350.

Authors' address: J. A. J. NEL and M. H. BESTER, Mammal Research Institute, University of Pretoria, 0002 Pretoria, South Africa

Behaviour of an expanding population of the Brown bear *(Ursus arctos)* in northern Europe

By E. PULLIAINEN

Department of Zoology, University of Oulu

Receipt of Ms. 27. 1. 1983

Abstract

The behaviour of a brown bear population *(Ursus arctos)* in N Europe was studied in the years 1968–1982 with the help of the Finnish Border Patrol Establishment and local hunters. Finland received an immigration of bears in the 1970s and the early 1980s from the saturated Soviet Karelian population (approx. 3000 ind. around 1980). Continued immigration from Soviet Karelia into Finnish Northern Karelia, Kainuu and Koillismaa caused the bears to move on into the inland areas of Finland, some crossing the whole country from east to west. Bears also appeared in the southeastern frontier area of Finland, and some slight immigration was recorded from the Kola Peninsula into eastern Finnish Lapland. Finland received 682 bears more from its neighbouring countries (mainly Soviet Karelia) than it lost to these countries in the years 1969–1981, a period during which at least 456 bears were killed in Finland. The number of bears in Finland thus increased by about two hundred (to 300–350) during this period. The bears killed in eastern Finland were predominantly males (64.1 % in 1960–1981), and the proportion of cubs killed was 17.8 %. It is assumed that intraspecific aggressiveness (leading especially to sub-adult dispersal) results in emigration, the males being more mobile than the females.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4805-0290 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 290–297

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

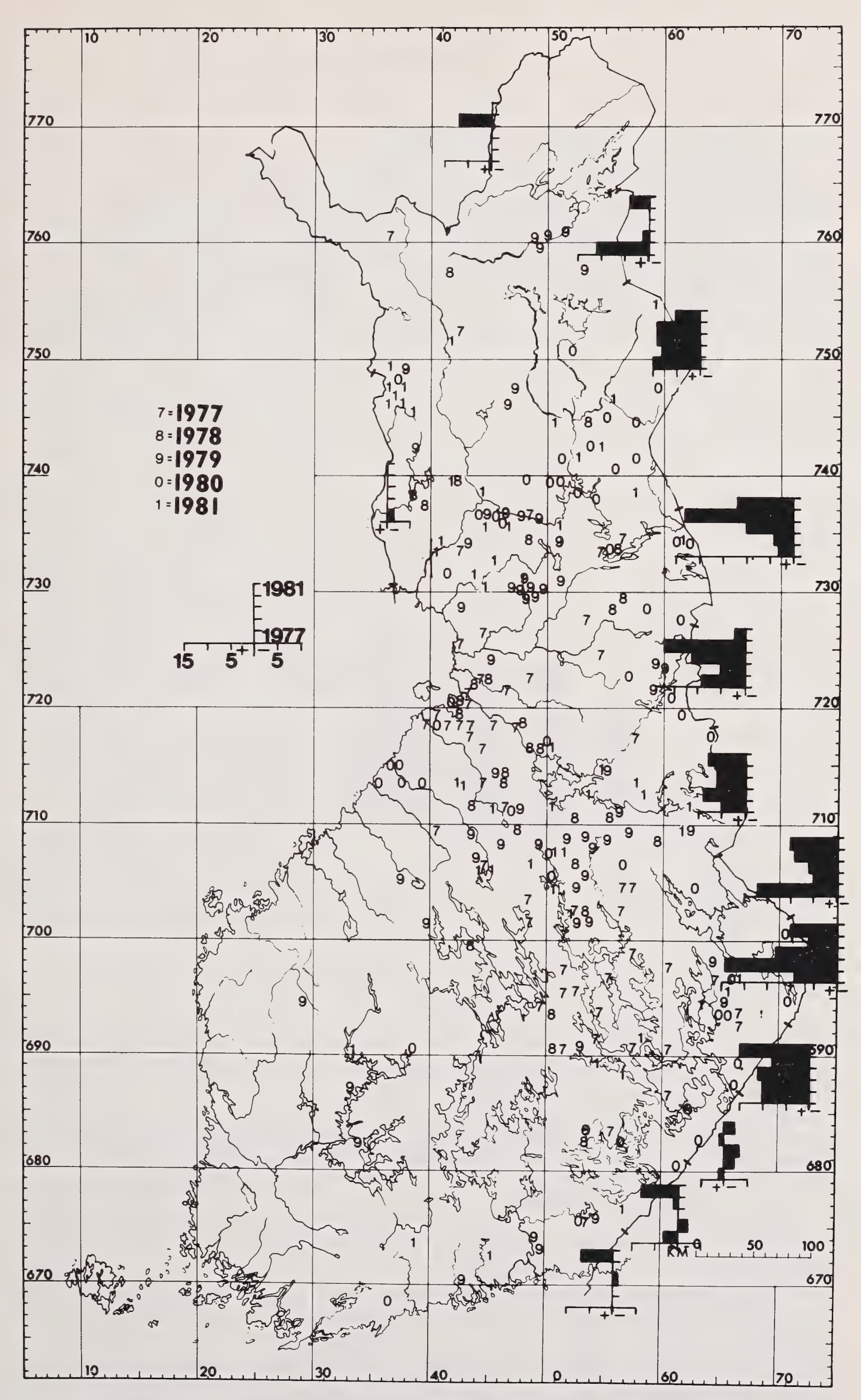


Fig. 1. Numbers of brown bears gained and lost by Finland due to wandering according to the reports of the Finnish Border Patrol Establishment, and places of occurrence of bears in the inland area according to newspaper and other reports during the same period

Introduction

A great deal of attention has been paid recently to the dispersal and population self-regulation mechanisms of the brown bear (*Ursus arctos* L.) and black bear (*Ursus americanus* Pallas) in North America (McCullough 1981; Bunnell and Tait 1981; Garshelis and Pelton 1981; Young and Ruff 1982; Lecount 1982; Miller and Ballard 1982). In northern Europe, the brown bear population of Karelia has widened its range to the west since the 1970s (Pulliainen 1979, 1980b, 1981), thus offering an opportunity to study the behaviour of an expanding bear population. The purpose of the present paper is to provide records on these studies.

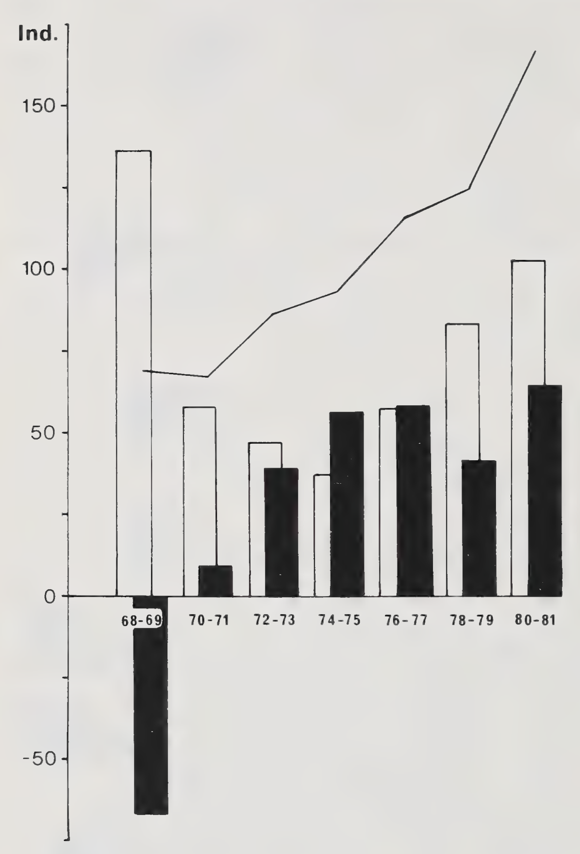


Fig. 2. Relationship between the number of bears received by Finland from neighbouring countries and the numbers killed in the years 1968–1981. The line indicates the number of bears gained by Finland in two-year periods, the white columns the number of bears killed and black columns the values obtained by deducting the latter from the former during the same periods

Material and methods

The Finnish Border Patrol Establishment has systematically recorded crossings of the 2574-km-long frontier by brown bears and estimated or calculated their numbers in the areas under its surveillance three times a year since 1968. The bears spend about half a year in a dormant state. It is possible to calculate rates of immigration or emigration from these figures, since these heavy animals leave visible tracks in the snow, on sandy, wet, muddy or mossy ground and on the fences near the frontier. Information on bears killed in Finland was sought through every available channel of enquiry. The same concerns the data on the occurrence of bears in the inland area.

Results

Bears only occasionally crossed the frontier between Finland and Norway (see also Wikan 1980), and very seldom that between Finland and Sweden, but were continuously on the move across the frontier with the USSR (Fig. 1). The Finnish Border Patrol Establishment has recorded these crossings since 1968 (see also Pulliainen 1972, 1974a, 1979, 1980b).

Bears did not occur in the southeasternmost frontier area in the 1960s, but they did appear there during the next decade (Fig. 1), indicating a further expansion of bears from the east. This immigration did not reach a regular flow until 1982. A regular immigration of bears from Soviet Karelia has been recorded in the southern part of Northern Karelia, the next frontier area to the north, since the late 1970s, and in the northern part and further

north, in Kainuu and Koillismaa, since the early 1970s (Fig. 1). The rate of immigration of bears from the Kola Peninsula into eastern Finnish Lapland did not reach the level recorded from Soviet Karelia into more southerly areas of Finland (Fig. 1), and there were no bears in the northernmost part of Finland (Utsjoki and Enontekiö) in 1968–1981.

The most noteworthy difference between the 1960s and the 1970s was in the occurrence of bears in the inland areas of Finland. During the previous decade there were very few occurrences there, but during the later period they appeared in various parts of the country (see also PULLIAINEN 1980b). They occurred in the western parts of Lapland (near the Tornio River valley), and wandered through central Finland as far as the Gulf of Bothnia coast in places (Fig. 1). They were also seen in various parts of the Lake District in the southern half of Finland (Fig. 1), and some even reach the town of Tammisaari fairly far west along the south coast (Fig. 1).

In general, it can be stated that at the latitudes where the immigration of the bears from the east has been strongest their occurrence in the inland areas has also been strongest (Fig. 1). On the other hand, many of the wandering bears have moved rapidly from one area to another during their wanderings, thus giving an impression of many individuals rather than of one. At least in autumn, however, they have settled down to prepare for overwintering. No records of bears exist so far in some parts of the west coast, in the southwestern corner of the country or on the Åland Islands (Fig. 1).

Fig. 2 shows that the immigration of bear from neighbouring countries (mainly from Soviet Karelia) increased in the 1970s. The number of bears killed each year was at its minimum in the early 1970s (see also PULLIAINEN 1980a), but has increased again since that time. The difference between the immigration figures and the numbers of bears killed (Fig. 2) suggests that the total number of bears in Finland has increased since around 1970.



Fig. 3. The study areas referred to in Table 1

Table 1 shows the proportions of male bears (two years or older) among those captured in the frontier areas (Fig. 3) in 1960–1981. All the figures are between 58 % and 70 %. Apart from the Lapland data for 1970–1981, all sex ratios differ statistically significantly from the distribution 50 : 50. The proportion of males in the whole data is 64.1 % (N = 523), which differs statistically highly significantly from the distribution 50 : 50 ($\chi^2 = 41.31$, $p < 0.001$).

Table 1

Percentage of males among the bears aged two years or older (not all bears killed were examined) caught in the eastern communes of Finland (areas shown in Fig. 3) in 1960–1981

Study areas	1960–1969			1970–1981		
	N	♂ %	χ^2	N	♂ %	χ^2
Lapland (area 1)	200	62.5	12.500, $p<0.001$	80	58.8	2.450, ns
Oulu region (area 2)	107	65.4	10.178, $p<0.01$	49	69.4	7.367, $p<0.01$
N. Karelia (area 3)	48	68.8	6.750, $p<0.01$	39	66.7	4.333, $p<0.05$

Table 2

Percentage of cubs among those bears killed in Finland in 1960–1981 which were examined for age
The areas are shown in Fig. 3

Areas	1960–1969		1970–1981	
	No. of cubs	%	No. of cubs	%
Lapland (area 1)	62	18.7	29	22.8
Oulu region (area 2)	13	9.7	1	1.8
N. Karelia (area 3)	1	1.7	5	10.6

Major temporal and local variations have occurred in the proportion of cubs killed (Table 2). The percentages were highest in eastern Lapland, which may be due to the fact that the cubs are unable to escape hunters in the snow in spring and can be easily shot from trees. Hunting in the snow conditions is not so common further south, and it is not practiced at all in Kuhmo or Northern Karelia. The proportion of cubs in the total number of bears killed in 1960–1981 was 17.8 %.

Discussion

The bears which have occurred in Finland in the period 1960–1981 actually represent the western edge of the population inhabiting the northern European USSR. It can be expected that any changes in the core of the population will also be reflected at its edges. In the case of Soviet Karelia one possible direction for emigration is Finland, since there are already fairly dense bear populations in the north and south, and the White Sea lies to the east.

The considerable immigration of bears into Finland from Soviet Karelia from around 1970 onwards (Fig. 1) may be due either to population pressure (when the adjacent Soviet population is in a saturated state) or to changes in the prevailing natural conditions. According to the studies of Dr. P. I. Danilov (pers. comm.), the number of bears in Soviet Karelia in 1980 was approx. 3000 individuals.

Natural mortality among adult bears is usually rather low in a saturated population, with the result that a high percentage of the population are of breeding age (Lecount 1982). Novikov et al. (1969) report that 13.8 % of the Soviet Karelian bear population were younger than one year, while the proportion of cubs among those killed in eastern Finland in 1960–1981 was 17.8 %. The proportion of cubs in a saturated grizzly bear population in the Yellowstone National Park was 15 % (McCullough 1981).

An average of 150 bears per year were killed by humans in Soviet Karelia in the 1970s (P. I. Danilov, pers. comm.). Using a figure of 14 % cubs, there would be a little over 400 cubs in the first summer, while a figure of 18 % would give over 100 cubs more. All these calculations suggest a yearly extra recruitment which must be accounted for by death or dispersal, assuming that the population is in a saturated state.

Three mechanisms are known to be important in regulating bear numbers, namely nutrition, sub-adult dispersal and cannibalism. Evidence of each of these has been recorded (see reviews in McCullough 1981; Young and Ruff 1982). There were no total failures in berry crops in Soviet Karelia in the 1970s which might have caused mass movements of bears. Wandering by starving bears have been observed earlier in Manchuria (Rakov 1966) and in Irkutsk (Gudritis 1963). Adult males may kill both cubs (e.g. Troyer and Hensel 1962; Cole 1973, Craighead 1979) and sub-adults (e.g. Erickson 1957; Black 1958; Jonkel and Cowan 1971; Beecham 1980; Lecount 1982), but we have no corresponding records from Finland so far, although this does not mean that such things could not occur here.

Many recent studies suggest that sub-adult dispersal is an important factor in regulating bear numbers (e.g. Young and Ruff 1982; Lecount 1982; Miller and Ballard 1982). Sub-adult and adult males travel more extensively than their female counterparts (Rogers 1977; Alt et al. 1980; Lecount 1980, 1982; Reynolds and Beecham 1980), and thus may both increase their vulnerability to killing by humans (see Lecount 1982), and also lead to emigration.

Young and Ruff (1982) found that there was a greater tendency for sub-adult black bears to move away from the study area rather than adults, and concluded that adult males may influence sub-adult dispersal, although without actually excluding them from their home ranges. Young and Ruff (1982) assume that sub-adult males recognize the dominance and potential threat of larger adults on the basis of their earlier experiences, and may subsequently either avoid habitats preferred by the adult males (Garshelis and Pelton 1981) or disperse to areas where direct encounters with larger males are less frequent. Bunnell and Tait (1981) also conclude that agression by adult males of the Ursidae is directed towards the sub-adult males, resulting in the eviction of the latter or their voluntary evacuation from an area.

We have some direct and some indirect support for the hypothesis that sub-adult dispersal may play an important role in the emigration of bears from the Soviet Karelian population. Our field team observed an actual case in eastern Finnish Lapland in April 1979 (Pulliainen et al. 1979), in which large bear (track 26 × 16 cm), having killed a moose *(Alces alces)*, drove a smaller bear away from the carcass and spent one week in the immediate vicinity itself. The smaller individual moved some 3.1 km away as a result of this first escape and did not return to the carcass during that week.

Rogers (1977), Alt et al. (1980), Lecount (1980, 1982) and Reynolds and Beecham (1980) have all found that sub-adult (and also adult) males travel more extensively than their female counterparts. It is thus to be expected that there will be a surplus of males in the marginal populations. As a background to this, it is worth remembering that the sex ratio of newly born bear cubs (in a zoo) is even (Dittrich and Kronberger 1963), as also is that of bears younger than one year under natural conditions (Novikov et al. 1969; Pulliainen 1972). In the present case a surplus of males was recorded among bears aged two years or older shot in the areas adjacent to the Soviet territory (Table 1). If the bears had left Soviet Karelia due to habitat destruction, e.g. clear-cutting of forests, the sexes might have been expected to be equally represented among the emigrating individuals.

Bears have occurred in Northern Karelia, Kainuu and Koillismaa, adjacent to the eastern frontier of Finland, throughout this century, but the population density has been rather low and only occasionally have any individuals wandered further inland. In this respect the situation in recent years has been different, since considerable numbers of bears have continued westwards, even crossing the whole country, e.g. to the vicinity of Oulu on the west coast (Fig. 1). The ultimate cause of this behaviour must lie in population pressure maintained by a continous immigration of bears from the east (Fig. 1). The rate of movements to the west has been greatest at the latitude where immigration from the east has been greatest (Fig. 1).

The recent invasion of bears into central and southern parts of Finland has taken place in the settled part of the country. In many cases the bears have moved rapidly from one village and region to another. The reason for this behaviour must be interference from humans, their vehicles and other constructions. The bears of the eastern forests have not become familiar with man in their original habitat, and tend to avoid contacts, but they are capable of adapting to the presence of humans, as the well-known examples of the national parks in the USA show. In Finland some of the wandering bears have settled in the various parts of the southern half of the country.

The distances covered by the bears during their wanderings in Finland are in no way exceptional. When 47 brown bears were captured and transplanted in Alaska, USA

(Miller and Ballard 1982), at least 12 of the 20 adults successfully returned from an average transplant distance of 198 km. Most bears were aware of the correct homing direction, i.e. they were able to orient themselves like polar bears *(Ursus maritimus)* (Lentfer 1972, 1973). The return of so many bears indicates the importance of a familiar area in the life of the brown bear, as in that of many other mammals (see Pulliainen 1974b, 1982b; Baker 1978).

Since the Second World War Finland has received two major immigrations of wolves from the east (Pulliainen 1965, 1980c, 1982a), but there seems to be an obvious difference between the wandering patterns of the wolf and the bear. The wolf uses specific migration routes, which often consist of ridges and corresponding formations along which it is easy to travel (Pulliainen 1965, 1980c), while the bear will even go through dense forests and thickets which are difficult to penetrate, but which at the same time offer good shelter.

Finland received 682 bears more from its neighbouring countries (mainly from Soviet Karelia) than it lost to these countries in the years 1969–1981, a period during which at least 456 bears were killed in Finland (Pulliainen 1980a, unpubl. data). Taking the natural population increase and mortality rates into consideration, it can be expected that the number of bears in Finland will have increased by about two hundred during this period. The estimates serve to confirm this impression, since the population in the areas under the surveillance of the border patrols appears to have increased by about 110 individuals between 1968 and 1982, in addition to which many bears have wandered further inland in both Lapland and Central and Southern Finland (Fig. 1). There were 300–350 bears in Finland in autumn 1982.

Acknowledgements

The author wishes to express his sincere gratitude to the staff of the Finnish Border Patrol Establishment for its technical assistance in the field.

This paper constitutes Report No. 138 from the Värriö Subarctic Research Station of the University of Helsinki.

Zusammenfassung

Zum Verhalten des expandierenden Bärenbestandes (Ursus arctos) in Nordeuropa

Das Verhalten des Bärenbestandes *(Ursus arctos)* wurde in Nordeuropa in den Jahren 1968–1982 mit Unterstützung des finnischen Grenzbewachungswesens und örtlicher Jäger untersucht. Finnland war in den siebziger und Anfang der achtziger Jahre Ziel einer Bärenimmigration der saturierten Population Russisch-Kareliens (ca. 3000 Tiere um 1980). Die fortgesetzte Immigration aus Russisch-Karelien nach Finnisch-Nordkarelien, Kainuu und Koillismaa hatte eine Wanderung der Bären von der Grenznähe ins Landesinnere, sogar quer durch das Land von Osten nach Westen, zur Folge. Bären erschienen auch an der Südostgrenze Finnlands und eine geringere Immigration wurde von der Halbinsel Kola nach Finnisch-Ostlappland beobachtet. Nach Finnland wanderten 682 Bären mehr ein als es in den Jahren 1968–1981 an seine Nachbarländer verlor. In diesem Zeitraum wurden in Finnland mindestens 456 Bären erlegt. Somit wuchs der Bärenbestand Finnlands im Laufe dieses Zeitraums um etwa 200 Bären (auf 300–350 Tiere) an. Von den in Ostfinnland erlegten Bären waren die Mehrheit (64,1 % in den Jahren 1960–1981) männliche Tiere, der Anteil der erlegten Jungtiere war 17,8 %. Es wird angenommen, daß die innerartliche Aggressivität der Spezies zur Emigration besonders von heranwachsenden Tieren führt, wobei männliche Tiere beweglicher sind als weibliche.

References

Alt, G. L.; Matula, G. J. Jr.; Alt, F. W.; Lindzey, J. S. (1980): Dynamics of home range and movements of adult black bears in northeastern Pennsylvania. In: Bears – Their Biology and Management. Ed. by C. J. Martinka, K. L. MaCarthur. Bear Biology Ass. 131–136.

Baker, R. R. (1978): The Evolutionary Ecology of Animal Migration. London: Hodder and Stoughton.

Beecham, J. J. (1980): Some population characteristics of two black bear populations in Idaho. In: Bears – Their Biology and Management. Ed. by C. J. Martinka, K. L. MaCarthur. Bear Biology Ass. 201–204.

Black, H. C. (1958): Black bear research in New York. Trans. North Am. Wildl. Conf. **23**, 443–461.

Bunnell, F. L.; Tait, D. E. N. (1981): Population Dynamics of Bears – Implications. In: Dynamics of Large Mammal Populations. Ed. by C. W. Fowler, T. D. Smith. New York: John Wiley & Sons. 75–98.

Cole, G. F. (1973): Management involving grizzly bears in Yellowstone National Park 1970–72. U. S. Dept. of Interior, Natl. Park. Serv., Nat. Resour. Rep. **7**, 1–10.
Craighead, F. C. Jr. (1979): Track of the Grizzly. San Fransisco: Sierra Club Books.
Dittrich, L.; Kronberger, H. (1963): Biologisch-anatomische Untersuchungen über die Fortpflanzungsbiologie des Braunbären (*Ursus arctos* L.) und anderer Ursiden in Gefangenschaft. Z. Säugetierkunde **28**, 129–155.
Erickson, A. W. (1957): Techniques for live-trapping and handling black bears. Trans. North Am. Wildl. Conf. **22**, 520–543.
Garshelis, D. L.; Pelton, M. R. (1981): Movements of black bears in the Great Smoky Mountains National Park. J. Wildl. Manage. **45**, 912–925.
Gudritis, V. E. (1963): O medved'ah-šatunah v vostočnoj Sibiri. Zool. Žurnal **42**, 960–961.
Jonkel, C. J.; Cowan, I. M. (1971): The black bear in the spruce-fir forest. Wildl. Monogr. **27**, 1–57.
LeCount, A. L. (1980): Some aspects of black bear ecology in the Arizona chaparral. In: Bears – Their Biology and Management. Ed. by C. J. Martinka, K. L. MaCarthur. Bear Biology Ass. 175–180.
LeCount, A. L. (1982): Characteristics of a central Arizona black bear population. J. Wildl. Manage. **46**, 861–868.
Lentfer, J. W. (1972): Polar bear-sea ice relationships. In: Bears – Their Biology and Management. Ed. by S. Herrero. Morges: IUCN 165–171.
Lentfer, J. W. (1973): Discreteness of Alaskan polar bear populations. Proc. Int. Congr. Game Biol. **11**, 323–329.
McCullough, D. R. (1981): Population Dynamics of the Yellowstone Grizzly Bear. In: Dynamics of Large Mammal Populations. Ed. by C. W. Fowler, T. D. Smith. New York: John Wiley & Sons. 173–196.
Miller, S. D.; Ballard, W. B. (1982): Homing of transplanted Alaskan brown bears. J. Wildl. Manage. **46**, 869–876.
Novikov, G. A.; Airapet'Jan, A. E.; Pukinskij, Ju. B.; Timofeeva, E. K.; Fokin, I. M. (1969): Nekotorye osobennosti populacii buryh medvedej Leningradskoj oblasti. Zool. Žurnal. **48**, 885–901.
Pulliainen, E. (1965): Studies on the wolf (*Canis lupus* L.) in Finland. Ann. Zool. Fennici **2**, 215–259.
Pulliainen, E. (1972): Distribution and population structure of the bear (*Ursus arctos* L.) in Finland. Ann. Zool. Fennici **9**, 199–207.
Pulliainen, E. (1974a): Suomen suurpedot. Helsinki: Tammi.
Pulliainen, E. (1974b): Seasonal movements of moose in Europe. Naturaliste can. **101**, 379–392.
Pulliainen, E. (1979): Erfarenheter av uppföljning av de stora rovdjuren i Finland. Viltrapport **9**, 60–70.
Pulliainen, E. (1980a): The number of bear *(Ursus arctos)* and lynx *(Felis lynx)* killed in Finland in 1973–1976. Suomen Riista **28**, 67–70.
Pulliainen, E. (1980b): Ensuring the survival of the great predators in Finland. Luonnon Tutkija **84**, 111–112, 159–160.
Pulliainen, E. (1980c): The status, structure and behaviour of populations of the wolf (*Canis l. lupus* L.) along the Fenno-Soviet border. Ann. Zool. Fennici **17**, 107–112.
Pulliainen, E. (1981): History of the great predators in Finland. Tiede **2000**, 1981, 21–25, 51.
Pulliainen, E. (1982a): Behavior and Structure of an Expanding Wolf Population in Karelia, Northern Europe. In: Wolves of the World. Perspectives of Behavior, Ecology, and Conservation. Ed. by F. H. Harrington, P. C. Paquet. 134–145.
Pulliainen, E. (1982b): Use of the home range by pine martens (*Martes martes* L.). Acta Zool. Fenn. **172** (in press).
Pulliainen, E., Hietajärvi, T.; Iivanainen, J.; Laitinen, M.; Vaarala, K. (1979): Springtime news about bears. Suomen Luonto **38**, 179–181, 191.
Rakov, N. V. (1966): Ob osobennost'ah sosyščestvovani´a kabana burogo i černogo medvedej v Amuro-ussurijskom krae. Zool. Žurnal. **45**, 617–618.
Reynolds, D.; Beecham, J. J. (1980): Home range activities and reproduction of black bears in west-central Idaho. In: Bears – Their Biology and Management. Ed By. C. J. Martinka, K. L. MaCarthur. Bear Biology Ass. 181–190.
Rogers, L. L. (1977): Social relationships, movements, and population dynamics of black bears in northeastern Minnesota. Minneapolis: Univ. Minnesota.
Troyer, W. A.; Hensel, R. J. (1962): Cannibalism in brown bear. Anim. Behav. **10**, 231.
Wikan, S. (1980): Verhaltensbiologische und ökologische Beobachtungen am Braunbären (*Ursus arctos* L.) im Pasvik-Tal, Norwegen. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg **38**, 1–77.
Young, B. F.; Ruff, R. L. (1982): Population dynamics and movements of black bears in east central Alberta. J. Wildl. Manage. **46**, 845–860.

Author's address: Prof. Dr. Erkki Pulliainen, Department of Zoology, University of Oulu, Kasarmintie 8, SF–90100 Oulu 10, Finland

Summer behavior of Atlantic walruses *Odobenus rosmarus rosmarus* (L.) at Coats Island, N. W. T. (Canada)

By E. H. Miller and D. J. Boness

Vertebrate Zoology Division, B. C. Provincial Museum, and Biology Department, University of Victoria, and National Zoological Park, Smithsonian Institution, Washington

Receipt of Ms. 9. 11. 1982

Abstract

This paper describes counts, group size, structure, and composition, behavior (especially nursing), and airborne acoustic signals of summering Atlantic walruses in northern Hudson Bay. The significance of the findings to understanding of socioecology of pinnipeds is discussed, and the need for coordinated, synchronized research at several hauling grounds in the vicinity is emphasized.

Introduction

Knowledge of social behavior in pinnipeds, and appreciation of its evolutionary and ecological significance, have increased greatly in recent years. Important gaps in understanding remain, notably for species which associate with ice during all or part of the annual cycle, and which are highly aquatic (viz. Odobenidae and many species of Phocidae; Stirling 1983).

Walruses, *Odobenus rosmarus* (L.), are particularly important for understanding the evolution and ecology of pinniped social systems, because the single extant species is a phyletic relict, widespread, and the only member of the otariid-odobenid stock which associates appreciably with ice (Burns 1970). Our meager knowledge of walrus behavior reflects this association, since the range and seasonal movements of walruses are closely tied to ice movements (Fay 1981, 1982), making field studies very difficult. Further, walruses mate in late winter, when they are accessible to man only by ice-breaking vessels. Improved knowledge of walrus society is particularly important now, because the species reproduces slowly (Fay 1982; Mansfield 1958), and is being increasingly affected by development in the arctic (Davis et al. 1980). Such a consideration applies especially to the small walrus populations in Kara Sea/Novaya Zemlya, Svalbard/Franz Josef Land, eastern Greenland, and the Canadian arctic (Fay 1982). In the latter region, walruses are scattered and many may exist in small, relatively isolated sub-populations (see Davis et al. 1980 and Reeves 1978). Demographic and reproductive characteristics of the Canadian walrus population may differ significantly from the relatively well known population of the Bering and Chukchi Seas, considering the differences in appearance, body size, levels of exploitation, food base, population size, and population subdivision. Documentation of population and reproductive biology of Canadian walruses is therefore very important.

We spent parts of two summers on Coats Island (62° 23′ N 82° 11′ W), northern Hudson Bay, Canada, to study walruses. Several traditional haulout sites exist in the vicinity, and are used by walruses in late summer and early fall, in the absence of sea ice. Unlike the well known hauling ground of males at Round Island, Alaska (Miller 1975a, 1975b, 1976), those at Coats Island are used by both sexes and various ages. The purposes of our study

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4805-0298 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 298–313

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

were to estimate herd size and composition (with particular reference to dependent young), to describe social behavior (particularly of females and their offspring), and to record in-air vocalizations.

Methods and materials

We established camps near different hauling grounds in the two years of study (1978, 1980). In 1978, camp was established on the SE coast, about 600 m from a hauling ground where most previous studies have been made (LOUGHREY 1959; MANSFIELD 1958; MILLER 1982). The site is a low rock promontory adjacent to a boulder beach, both of which are used by walruses during haulout, though

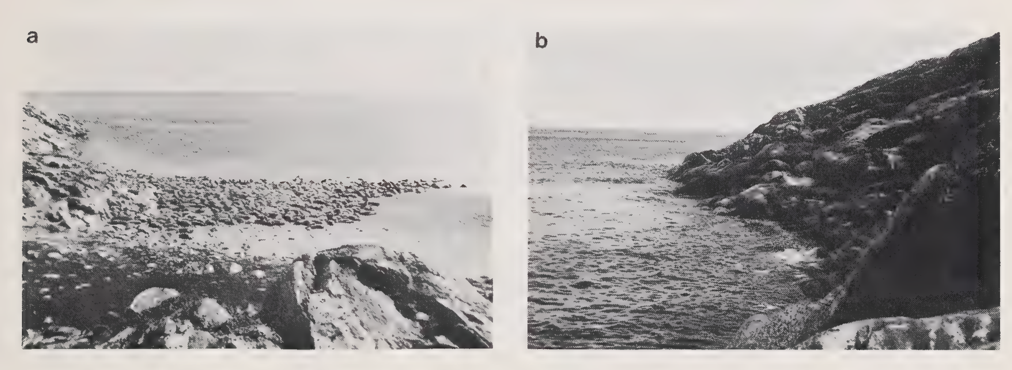


Fig. 1. a: View of the sand beach at the northern hauling ground, from an inland observation point. The southern edge of the promontory is visible (31 July 1980); b: View of the northern side of the northern hauling ground, from an inland observation point. A small group of walruses is visible (29 August 1980)

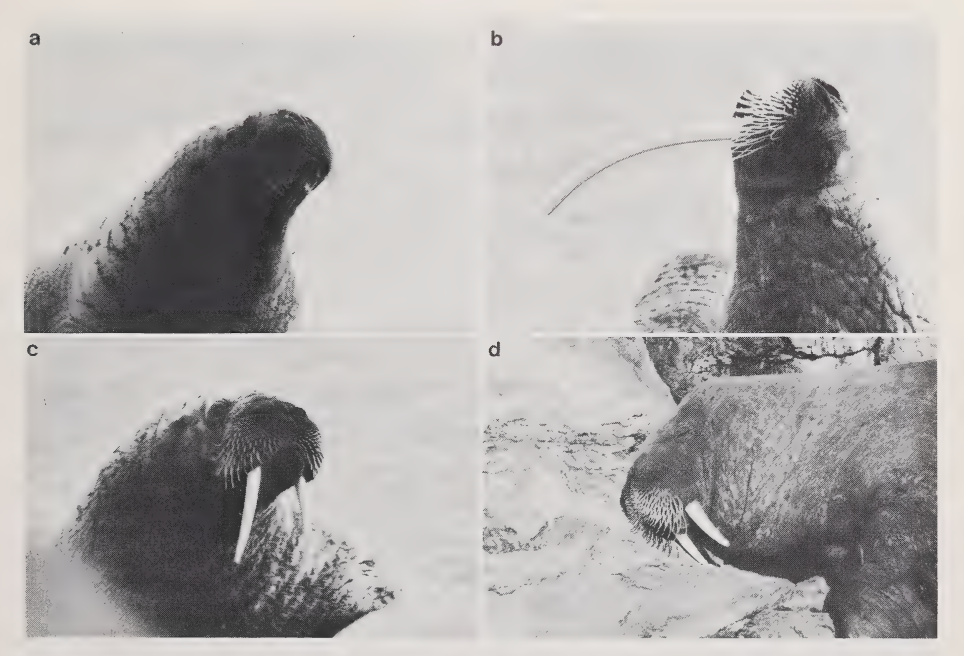


Fig. 2. a: One-year-old dependent young (C2); b: Large adult female; c: Medium-sized adult female; d: Small male. Note the depth of the tusks at the base and the small healed scratches (pale areas) on the neck of the male, as compared with the female in c

the promontory is favored (especially by females and their young; Fig. 1 of MILLER 1982). The 1980 study location was farther north, near Cape Pembroke. It was also a rock promontory, though steeper and higher than the other site, and was adjacent to a sand beach (Fig. 1). Walruses hauled out most frequently on the promontory, though the largest herds formed on the beach. The 1978 study was from 23 July to 8 August; that in 1980 extended from 28 July to 2 September. Observation distances from walruses on land averaged 50–100 m, but were greater from walruses at sea. Some close-up observations were made by approaching the walruses from downwind, and audio recordings were thus made over short distances (5–20 m).

Audio recordings were made at 19 cm per sec on Scotch tape 208, matched to a Nagra IS tape recorder and Sennheiser MKH 816 "shotgun" microphone with wind sock. Sound spectrograms were prepared on a Kay Elemetrics Sona-Graph 7029A.

Walrus groups in the water were classified into three broad activity categories: Reconnoitering – group swimming slowly toward land or along a beach, as though prospecting for a haulout site; Travelling – group swimming actively and directedly; and Rafting – group not actively moving, and with most group members sleeping, nursing, etc. (Fig. 4).

Several external features of males change with age: overall body size; tusk length; depth of the tusks near the base; massiveness of the face, head, and neck; and characteristics of the skin and hair (old, large animals tend to have heavily scarred, nearly naked, lightly or patchily pigmented, rugose necks, while small, young animals have well haired, lightly scarred, darkly pigmented, smooth necks; see FAY 1981, 1982). It is harder to judge the age and size of females, because they vary less in size than males, have more slender tusks, and are darkly colored and well haired throughout life. In this study, we did not distinguish among age (size) classes of adults (defined as animals other than dependent young). Dependent young included those born that year (calves – C1), one-year-olds (C2), and two-year-olds (C3): C1 – small, very dark in color, no tusks visible; C2 – larger, coat lighter and browner than C1, no tusks visible except when the mouth is opened or seen from a favorable aspect; C3 – larger, similar coat color to C2, tips of tusks visible even when the mouth is closed (see FAY 1982; LOUGHREY 1959; MANSFIELD 1958). Examples of these classes are shown in Figs. 2 and 4.

Results

Counts

Walruses were on land in low numbers (300, declining to 0) on 23 and 24 July 1978, then were absent until 5 August because sea ice suitable for haulout was present until then, and were present in high numbers (increasing to 1500+) on 5–8 August.

In 1980, no walruses were seen (from boat) on or near the southern hauling ground on 28 July, but 338 were on the promontory at the Cape Pembroke haulout site on that date. Numbers declined to about 80 on the following day, and on 30 July rose to about 130. Walruses also started hauling out on the beach on 30 July, reaching about 100 in number. By 0500 h on 31 July, no walruses remained on the north side of the promontory but numbers on the beach reached about 500. That night, a polar bear killed a calf and all walruses left land. The next date on which walruses hauled out was the night of 28–29 August, when 32 animals hauled out on the promontory. They left on 29 August, due to disturbance from an airplane and a dog. No other walruses hauled out on land before we left, on 2 September.

As with haulout patterns on land, on some days in 1980 many walruses were present in the water, and on other days there were few. At extremes, we sometimes saw no walruses all day even with excellent visibility (clear skies, calm sea), while at others we saw hundreds close to shore under much worse weather conditions.

Herd composition and spatial organization: Land

Detailed estimates of herd composition on land were only possible in 1978. Detailed data are presented elsewhere (MILLER 1982), and we only summarize them here.

Along the seaward margin of the beach and promontory, 624 adult and juvenile walruses were classified. These included 17 males (3 % of adults) and 594 females (97 %). About 85 % of the females were with dependent young, and roughly 46 % of the dependents were calves. In contrast, in central locations and on top of the promontory, 206

males (18 % of adults) and 947 females (82 %) were counted, 82 % of the females were with dependent young, and only 34 % of the dependents were calves. Overall, there was a clear tendency for females to predominate on the promontory more than elsewhere, and in the seaward margins of the herd more than in central and inland parts. These trends were strongest for females attending calves.

Group composition: Sea

In 1980, we estimated composition of 571 groups in the water, which included 2030 walruses. Most estimates were incomplete, since some walruses were usually below the water's surface, and the movements of others made classification difficult. Dependent young and large males were the easiest to identify, and most of the following remarks pertain to them. Identification of females was biassed because they were often only distinguished by their association with dependents.

Group size ranged from 1 to 26 ($\overline{Y} = 3.56$, median = 2.37), and about 54 % of all groups contained 1–2 walruses (Fig. 3). Group size varied with major activity class: 150

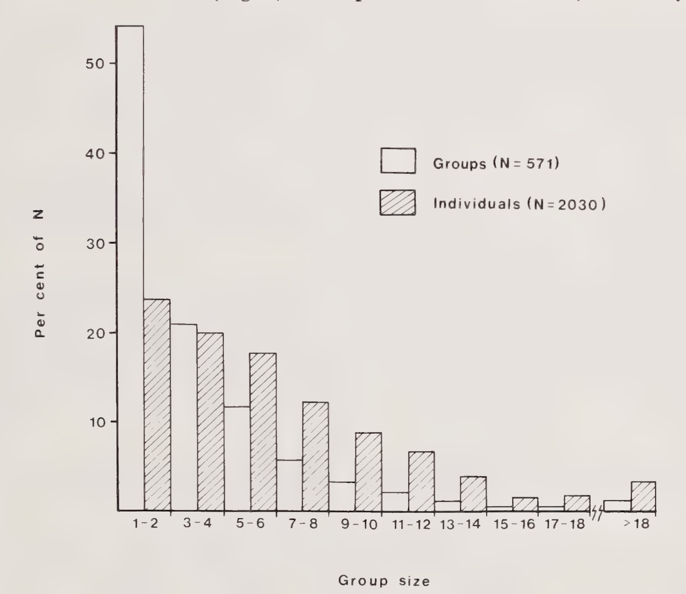


Fig. 3. Frequency histograms of group size in the water showing the per cent of groups and the per cent of individual walruses corresponding to different group sizes

Rafting groups averaged 4.47 walruses (median = 3.03), while 183 Travelling herds averaged only 2.63 (median = 2.15). Reconnoitering groups were intermediate ($\overline{Y} = 2.81$, median = 2.18, N = 48).

Size of groups also varied according to their composition. The average size of 206 groups with dependent young was 4.68 (median = 3.64), as compared with 2.86 (median = 2.62) for 49 groups with males. This difference partly reflects the tendency for males to occur outside Rafting groups, and for dependent young to occur in them: only about 17 % of males were seen in the larger Rafting groups, while about 53 % of dependent young were identified there (Table 1). Despite this bias, males were noted in smaller groups than were dependents within activity classes, as well: the mean size of 67 Travelling groups with dependents was 3.55 (median = 2.69), while that for 20 groups with males was 2.45 (median = 2.50); and the mean size of 61 Rafting groups with dependents was 5.85

Table 1

The incidence of dependent young and males in groups at sea, as related to major group activity[1]

	Activity Class			
	Travel	Raft	Reconnoitre	Unknown
C1	*17*, 55 (*18*, 55)	*8*, 26 (*9*, 27)	*6*, 19 (*6*, 18)	*0*, – (*0*, –)
C2	*15*, 28 (*16*, 29)	*26*, 49 (*28*, 50)	*12*, 23 (*12*, 21)	*0*, – (*0*, –)
C3	*10*, 30 (*12*, 32)	*15*, 45 (*16*, 43)	*8*, 24 (*9*, 24)	*0*, – (*0*, –)
Total Dep. young[a]	*65*, 44 (*85*, 36)	*63*, 43 (*125*, 53)	*20*, 14 (*28*, 12)	*58*, – (*105*, –)
Males	*20*, 43 (*30*, 39)	*10*, 21 (*13*, 17)	*17*, 36 (*34*, 44)	*2*, – (*4*, –)

[1] Entries are *number* and per cent of occurrences, followed by (in parentheses) *number* and per cent of walruses. Per cent figures are excluded from the "Unknown" column. – [a] Including dependents of undetermined age.

(median = 5.40), compared with 3.08 for 12 groups with males (median = 2.50). All identified males, but only 69 % of identified dependents, were in Travelling groups of five or fewer walruses. Similarly, all males were seen in Rafting groups of six or fewer, but only 47 % of dependents were identified there.

This suggestion of segregation between dependent young and males can be viewed differently. Consider the number of joint and separate occurrences of groups with dependents or males, or both (Table 2). There were 248 groups in which dependents or males (or both) were identified. Dependents were seen in 206 of these groups and males in 49, but dependents and males were identified in the same group only seven times.

Table 2

Joint and separate occurrences of dependent young (DY) and males in groups at sea, as related to major group activity

Activity class	Number (and percentage) of groups with DY only	Males only	DY or males only	DY and males	Totals
Travel	63 (75.9)	18 (21.7)	81 (97.6)	2 (2.4)	83
Raft	60 (85.7)	7 (10.0)	67 (95.7)	3 (4.3)	70
Reconnoitre	18 (51.4)	15 (42.9)	33 (94.3)	2 (5.7)	35
Totals[a]	199 (80.2)	42 (16.9)	241 (97.2)	7 (2.8)	248

[a] Including groups whose major activity was not noted.

Individual behavior

General activities of walruses on land have been described elsewhere, and little needs to be added here (MILLER 1975a, 1975b, 1976; SALTER 1978, 1979, 1980). Diverse individual behavior occurs in the water. Walruses Travelling in the water generally alternate Deep Dives with periods at or just below the surface (Surface Travelling). The latter consist of one (usually) to several breaths immediately after surfacing from a Deep Dive, followed by shallow submersion or submersion of just the face. Several alternations of breaths and submersions may occur, or walruses may just breathe once then Deep Dive again. Deep Dives show no age- or sex-associated trends in duration. They averaged 0.66 min long (S.E. = 0.048, g_1 (skewness) = 2.2, N = 289). Surface Travelling likewise shows no trends according to age or sex, and averaged 0.21 min long (S.E. = 0.019, g_1 = 3.7, N = 249). Thus Travelling groups spent about 76 % of their time below the surface in Deep Dives.

Walruses in Reconnoitering groups engaged in variable, ill defined dives and other activities at the water's surface, and often milled about just offshore. We gathered no quantitative data on act durations for such groups.

Individual behavior was most diverse in Rafting groups. Walruses swam slowly, irregularly, and in undirected fashion, at and below the surface, and such Surface Swimming often merged into Shallow Dives. These categories include highly variable behavior, and are probably aggregates of clearer act types which could not be distinguished because of observation conditions. Descriptive statistics follow: Surface Swim – $\overline{Y}$ = 0.22 min, S.E. = 0.028, g_1 = 10.2, N = 233; Shallow Dive – $\overline{Y}$ = 0.37 min, S.E. = 0.033, g_1 = 2.5, N = 192.

Walruses at rest in Rafting groups assumed one of several postures. Most commonly,

Table 3

Lone activities of walruses in Rafting groups: descriptive statistics

Activity	Walrus class[a]	$\overline{Y} \pm$ S.E. (g_1)[b]	N
Ventral and Side Float[c]	Adult	0.61 ± 0.066 (3.4)	275
	DY[d]	0.31 ± 0.030 (2.5)	140
Bottle[e]	Adult	0.85 ± 0.168 (3.0)	65
	DY[f]	0.55 ± 0.117 (2.2)	32
Up	Adult	0.28 ± 0.032 (2.3)	97
	DY[g]	0.30 ± 0.044 (2.6)	98
Head Lift	Adult	0.14 ± 0.044 (16.6)	320
	DY[g]	0.12 ± 0.014 (3.5)	112

[a] DY = Dependent young. – [b] $\overline{Y}$ = mean, S.E. = standard error (both in minutes), and g_1 = coefficient of skewness. All estimates of skewness deviate significantly from 0 ($p \leq 0.05$). – [c] For Back Float, $\overline{Y}$ = 0.29 min (S.E. = 0.231, N = 22 adults). – [d] For C1, C2, and C3, $\overline{Y}$ = 0.19, 0.36, and 0.41 minutes, respectively (S.E. = 0.025, 0.065, and 0.086, and N = 45, 48, and 23). – [e] Excluding Bottling by nursing females. – [f] For C1, C2, and C3, $\overline{Y}$ = 0.25, 0.32, and 0.90 minutes, respectively (S.E. = not computed, 0.054, and 0.278, and N = 2, 18, and 10). – [g] No age-associated trends in durations occurred.



Fig. 4. Portion of a Rafting group, with Nursing females visible in the foreground and left background. Both of their offspring are Nursing while upside-down; the rump, tail, and ankles of the dependent in the foreground are visible. Note also the small male (behind female in foreground), with his very short but deep tusks, the one-tusked female in Up posture (right foreground), and the female Head-Lifting (right background)

they lay roughly horizontally, with face and hind quarters submerged, and only part of the central back exposed (Ventral Float). Walruses sometimes floated in a similar manner but on their side (Side Float), and rarely they floated on their back (Back Float, in adults only). Back Floats averaged 0.29 min long, and Ventral Floats averaged 0.61 min long for adults, and 0.31 min for dependent young (Table 3). Side Floats occurred infrequently, and we obtained no estimates of their duration. Ventral Floats were considered to be terminated each time a walrus Head-Lifted to breathe (Fig. 4). Head-Lifts usually lasted for only one breath, but they occasionally occurred in multiples with brief Ventral Floats between. They averaged 0.14 min long in adults and 0.12 min in dependent young (Table 3).

A very different resting posture, Bottle, was also common among adults in Rafting groups. Walruses remained motionless with the body upright, and only the head and upper neck exposed; the head was usually thrown back so that the tusks were parallel to the water surface. This was the usual posture of nursing females (Fig. 4). Dependent young seemed to have trouble remaining in a Bottling posture, and often made adjustments; this is reflected in the absence of observations of Bottling calves, and the briefer durations for dependents than adults (0.55 min vs. 0.85 min; Table 3). Bottling often merged into an oblique posture, Up, in which the body angle was about 45° relative to the water surface and the face was out of the water (and not usually strongly directed up) (Fig. 4). Dependent young and adults did not differ significantly in duration of Up (0.30 min for dependents, 0.28 min for adults; Table 3). Though Up was intermediate between the Bottle and the Ventral Float, it actually seemed to be a fairly discrete category, and it was usually easy to place walruses in one of the three main classes of rest postures.

Grooming (including scratching and rubbing) occurred much less often in the water than on land, and was recorded only once in our quantitative samples. On land, much Grooming is in the form of scratching with the rear flippers, dog-fashion, and also rubbing various body parts with the foreflippers. Most aquatic grooming is only rubbing the body with foreflippers. Likewise, Lone Play by dependent young was rare, and we saw none in sampling periods. It generally consisted of brief series of spasmodic, whole-body movements at the water's surface, or quick shallow dives, and often immediately followed Social Play.

Social behavior (except nursing)

Few overt social interactions occurred in Travelling groups, though naso-nasal Greetings were sometimes seen just below or at the water's surface (see descriptions in Miller 1975a). Also, dependents (especially calves) would occasionally Ride on the mother's back in slowly Travelling groups (especially at the water's surface); Mansfield (in litt.) has described similar behavior shown by immature males toward adult males. The same sort of interactions prevailed in Reconnoitering groups. When two Reconnoitering or Travelling groups met, or when a Travelling group joined Rafting animals, there was a flurry of naso-nasal Greetings, tactual contacts, and occasional tusk-threats.

Altogether, social activities comprised only about 1.1 % of the time of walruses in Travelling groups (2 % of act-type occurrences), and 0.1 % of the time of walruses in Reconnoitering groups (1 % of act-type occurrences) (Table 4). This difference is biassed, because males were watched more often in Reconnoitering than in Travelling groups, and they generally interacted less than females and dependents did. We felt that animals in Reconnoitering groups engaged in social activity with one another quite often, as they milled or travelled slowly. In 1978, males spent much time interacting with one another (and with females?) in the water just off the north side of the promontory. This included mock courtship and mounting, rubbing against one another, and sounds unique to such aquatic interactions (see FAY 1982; MILLER 1975b; RAY and WATKINS 1975). Such behavior was not seen or heard in 1980, presumably because it normally takes place in water adjacent to herds on land or ice. Rafting groups provide the greatest opportunity for repeated and prolonged interactions among walruses in the water, especially dependent young, and between offspring and their mothers. Dependents would often Ride on the mother's back while she swam slowly, or Climb on her in an undirected manner, Hold onto her passively with the foreflippers (usually while she Bottled), or would lean against her, rub against her, or place a foreflipper against her in Active or Passive Contact. They also often Nuzzled the mother by rubbing the face against her, or by tactually and/or olfactorily investigating her (excluding naso-nasal Greetings, in a strict sense). Most of these behaviors sometimes occurred between unrelated animals, as well. Finally, dependents Nursed in the water. The two other main kinds of social activity in the water were: Agonistic Behavior (aggression, usually in the form of tusk-threats, etc.; and submission, usually with bellowing, whisker erection, etc.; see MILLER 1975a, 1975b); and Social Play between dependent young (jousting, diving and wrestling together, chasing, etc.).

Dependents in Rafting groups spent about 54 % of their time in social activities, mostly with their mothers. Excluding mother-offspring interactions, dependents spent about 8 % of their time in social behavior (mostly Social Play; Table 4). Females spent about 36 % of their total time in social activity, but only about 1 % in social activity unrelated to their own offspring (Table 4). Overall, social activities comparised about 38 % of the time of

Table 4

Percent time and occurrences spent in social activities[1]

	Major Activity Class			
	Travel	Reconnoitre	Raft	Means[a]
Males	*0*, 0 (*19.2*, 27)	*0.5*, 2.3 (*15.0*, 44)	*0.1*, 0.5 (*113.6*, 203)	*0.1*, 0.7 (*147,8*, 274)
Females	*1.1*, 2.5 (*89.3*, 203)	*0*, 0[b] (*16.0*, 77)	*1.2*, 2.3[c] (*415.4*, 782)	*1.1*, 2.2 (*520.7*, 1062)
Adults	*0.9*, 2.0 (*110.5*, 245)	*0*, 0[b] (*31.0*, 121)	*0.9*, 2.8[c] (*548.4*, 1024)	*0.9*, 2.4 (*689.9*, 1380)
Dep. young	*0.1*, 2.1 (*78.9*, 187)	*0.1*, 1.8[b] (*25.8*, 113)	*7.7*, 6.7[c] (*408.6*, 878)	*6.1*, 5.5 (*513.3*, 1178)
Totals	*1.1*, 2.1 (*189.5*, 432)	*0.1*, 0.9[b] (*56.8*, 234)	*3.8*, 4.0[c] (*957.0*, 1902)	*3.2*, 3.4 (*1203.3*, 2568)

[1] Sample sizes in brackets are in *walrus-minutes of observation* (first entry) and number of observed occurrences (second entry). – [a] Means weighted by sample sizes. – [b] Excluding interactions (including nursing) between females and their offspring. With those data included, figures are: 11.4, 9.1 (females); 6.2, 6.6 (adults); 2.5, 8.1 (dependents); and 4.6, 7.3 (totals). – [c] As for preceding footnote: 35.5, 16.9 (females); 26.8, 13.1 (adults); 54.0, 27.9 (dependents); and 38.4, 19.9 (totals).

Table 5

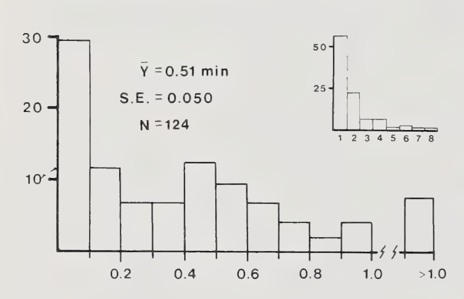
Affiliative and contact behavior of dependent young toward their mothers in Rafting groups: descriptive statistics

Dependent young activity	$\overline{Y} \pm$ S.E. (g_1)[a]	N
Ride	0.29 ± 0.056 (2.7)	37
Climb	0.18 ± 0.024 (1.6)	42
Contact	0.27 ± 0.053 (3.0)	34
Greet	0.11 ± 0.012 (0.8)	25
Nuzzle[b]	0.12 ± 0.024 (1.2)	24
Nurse	1.94 ± 0.109 (0.8)	146

[a] $\overline{Y}$ = mean, S.E. = standard error (both in min), and g_1 = coefficient of skewness. All estimates of skewness deviate significantly from 0 ($p < 0.05$) except Greet. – [b] For dependents nuzzling foreign adults, $\overline{Y}$ = 0.08 (S.E. = 0.014, N = 18).

walruses in Rafting groups (about 20% of act-type occurrences). It should be emphasized that much of this activity was subtle, and consisted of passive touching, underwater and surface play between dependents, nursing, etc., so the activity level of Rafting herds was deceptively low on casual inspection.

Social activity levels of dependents were higher than for females, which were higher than for males, across major activity classes (Table 4). A factor contributing to the higher level of females than males was the activity levels of dependents. The latter thereby elicited and initiated many interactions with foreign females.



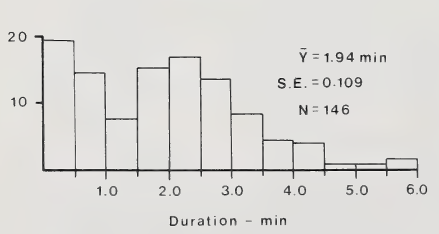


Fig. 5. Frequency histograms of duration of periods between Nursing dives (upper histogram), and durations of Nursing dives (lower histogram). Inset: Frequency histogram of the number of acts between Nursing dives ($\overline{Y}$ = 1.86, N = 124)

Riding behavior of dependent young is pronounced when walruses are moving rapidly away from danger, though we saw none in that context (Burns 1965). Most Riding was casual, and at the offspring's initiative; it often occurred just at the beginning of a female's dive, or during Surface Travelling. In such contexts, it averaged 0.29 min long (Table 5). Females also commonly grasp the calf and dive with it, in the presence of danger, though we did not observe such behavior (Burns 1965; Fay 1982; Mansfield in litt.).

Descriptive statistics for other behavior between females and their offspring are summarized in Table 5. All average about 0.1–0.2 min, with the exception of Nursing, and are strongly right-skewed. No trends suggesting changes with age of offspring are present, though sample sizes are small.

Table 6

Activities of dependents between Nursing dives, compared with activities before and after Nursing bouts

Activity	Frequency (and per cent) of occurrences: Between Nursing dives	Immediately before/after Nursing bouts	Total
Individual restive[a]	134 (59.8)	21 (53.8)	155
Individual active[b]	50 (22.3)	14 (35.9)	64
Social (non-mother)[c]	11 (4.9)	1 (2.6)	12
Social (mother)[d]	29 (12.9)	3 (7.7)	32
Active contact	11	0	11
Nuzzle	11	0	11
Climb	3	1	4
Greeting	2	0	2
Hold	1	0	1
Ride	1	2	3
Totals	224	39	263

[a] Including Bottle, Up, Ventral Float, Back Float, Head Lift. – [b] Including Surface Swim, Shallow Dive, Deep Dive. – [c] Including Threat, Active Contact or Nuzzle foreign walrus, Social Play. – [d] Total occurrences of social behavior directed toward mother (classes as listed).

Nursing

Nursing occurred frequently in Rafting groups, and small groups consisting mainly of Nursing females often formed (Fig. 4). Rarely, females would Nurse while floating horizontally, especially while Back Floating (the latter was the only aquatic posture used by Nursing females in SALTER's [1978] study). Most commonly, females Bottled while their young Nursed vertically upside-down, with only the rear flippers exposed (Fig. 4). Dependents remained submerged for an average of 1.94 min (0.48 min in SALTER's [1978] study), then would return to the surface, Nuzzle or otherwise contact the female, or loll briefly at the surface, before diving to resume Nursing (mean time at the surface between Nursing dives = 0.51 min) (Fig. 5). Dependents commonly interacted with their mothers while at the surface between nursing dives: affiliative and contact behavior occurred in 16.7 % of intervals between Nursing dives, and constituted 12.9 % of acts then. The latter

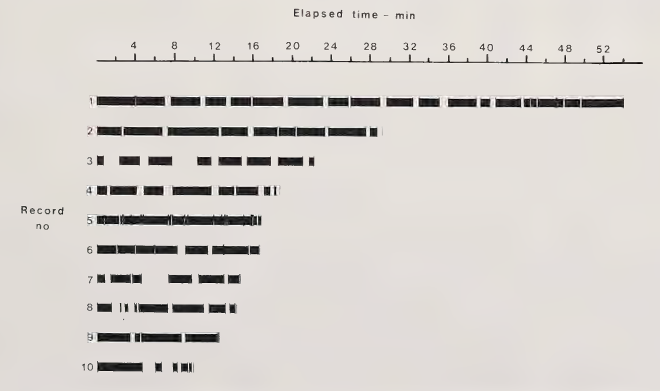


Fig. 6. Summary of the time courses of 10 complete aquatic Nursing bouts. Solid portions of the records represent Nursing dives

figure is about double the overall incidence of social activity by dependents in Rafting groups (6.7 %; Table 4), and the incidence of mother-directed behavior immediately before and after Nursing bouts (7.7 %; Table 6). Despite such complex interactions, most behavioral sequences at the surface between Nursing dives were simple, and more than half consisted of just one act type (inset, Fig. 5).

The time courses of representative Nursing bouts are summarized in Fig. 6. The weighted mean per cent of time below the surface is 81.3 % for the records shown, and is 77.3 % when other data are included (these figures were computed from the initiation of the first complete nursing dive, to the initiation of the last). We obtained estimates for only 25 complete bout lengths. These averaged 11.7 min long (S.E. = 2.16, range = 1.7 – 53.7 min), as compared with 16.0 min for 10 bouts on ice or land noted by SALTER (1978).

Acoustic behavior

In-air sounds of walruses are simple, and most fall into two main structural classes. Bellowing is a loud, repeated tonal cell given by dependent young under numerous circumstances, particularly when troubled (Fig. 7). At high intensity, Bellowing is rapidly and rhythmically repeated (Fig. 7A, B). At lower intensity, Bellows are emitted more slowly and irregularly, are softer, and are often longer. At an extreme, Bellows are emitted singly (Fig. 7C, E). Bellowing occurs in older animals too, primarily during high intensity submission. In comparison with dependent young, their calls are lower in frequency, are

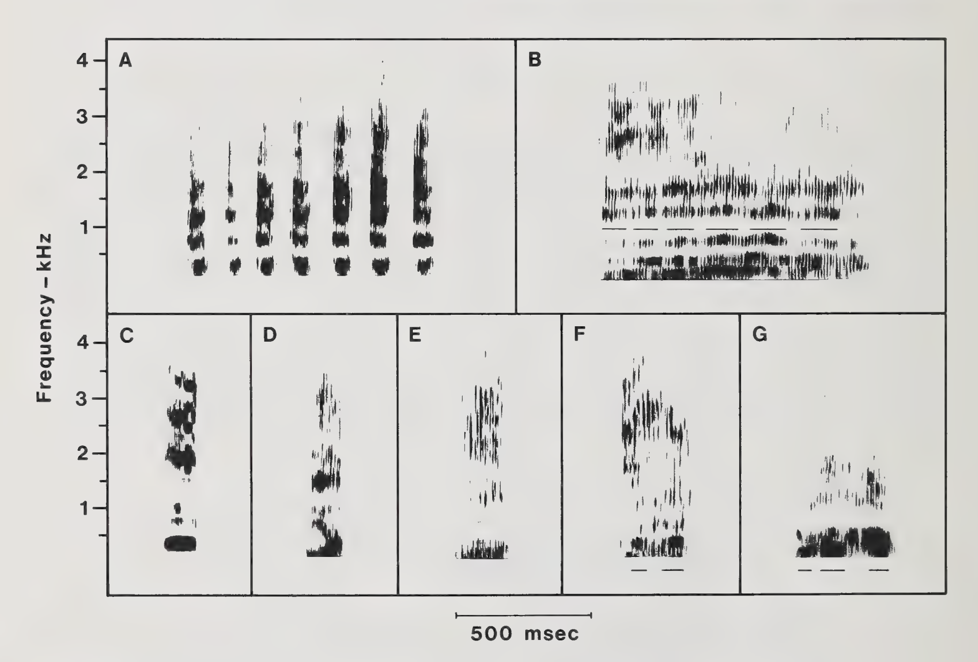


Fig. 7. Sound spectrograms of Bellowing (analyzing filter bandwidth, 300 Hz). A: Part of a loud series by a 3- to 4-year old walrus, being struck by others (high intensity submission); B: Compound series by a juvenile male. Six bellows comprise this series as judged by ear, and as shown by the marks (high intensity submission); C: Monosyllabic Bellow by C2 or C3, while simply walking ahead of its mother (non-submissive context); D: Monosyllabic Bellow by medium-small male, while being threatened (low intensity submission); E: Monosyllabic Bellow by medium male, after being threatened (low intensity submission); F: Bisyllabic Bellow by medium-large male, after being threatened (medium intensity submission); G: Trisyllabic Bellow by small male after being struck (medium-high intensity submission)

more distinctly pulsed, are longer, are generally given more slowly and in briefer series, and often merge (Fig. 7). Otherwise, grading in Bellows of adults parallels that for young. For further discussion of contexts in which Bellowing occurs, see Miller (1975a, 1975b).

Oral Expirations form the other main class. These range from broad-band snorts and guttural, pulsed coughs to tonal Roars (Fig. 8). Snorts and pulsed expirations are commonest, and are given by threatening walruses before and after striking or feinting, usually while the head is held high in tusk-threat. They are also given by animals when lying down after dominating another, or when simply watching another animal approach or pass by. Multiple expirations are also occasionally given at high intensity (e.g. Fig. 8C, E). Tonal threat calls are associated most often with a dominant's approach toward a recumbent subordinate, and are thus used over longer distances than are snorts and coughs; large males often emit brief tonal Roars after they land, and start moving toward the herd. Nevertheless, they are still short-range signals, rarely being directed over distances of more

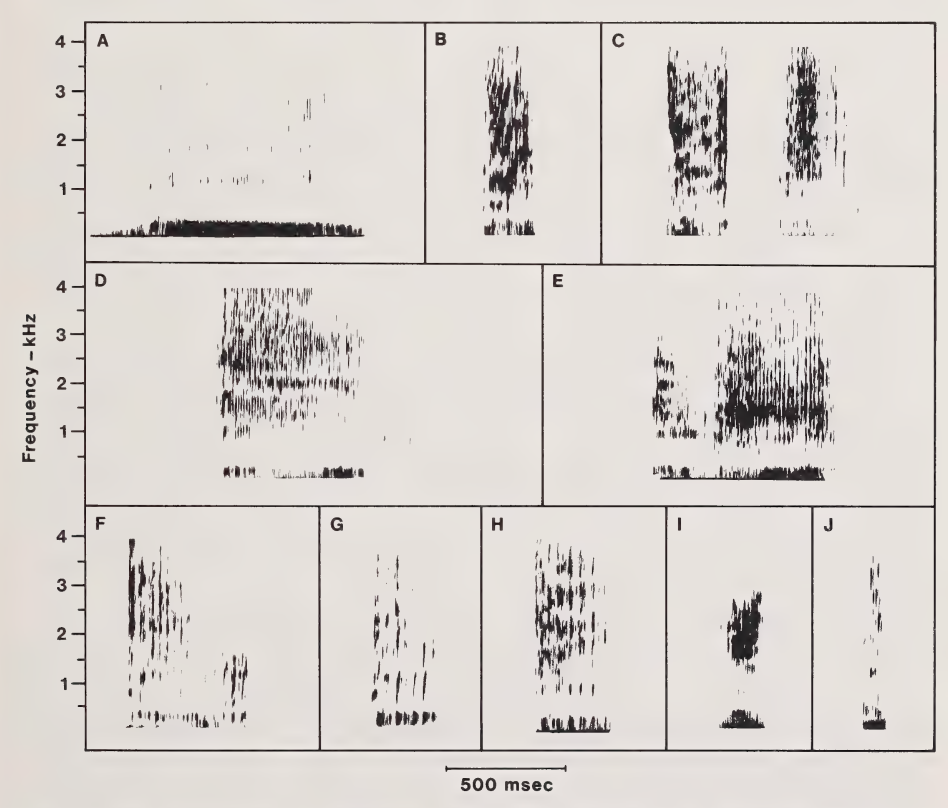


Fig. 8. Sound spectrograms of threatening vocalizations (analyzing filter bandwidth, 300 Hz); A: Long tonal call by medium-large male reared high in tusk treat toward another medium-large male, with smaller tusks; B, C: Single and double broad-band calls by medium-large male toward medium male, while reared high in tusk threat; D: Pulsed broad-band call by large male toward large male, while lying unmoving on side, and in response to latter male's nearby movement; E: Two-part, broad-band call, by large male lying on his side, watching nearby juvenile move; F, G: Guttural call by medium female while reared high in tusk threat, watching small walrus moving near its rump; H: Guttural call by medium male lying on his side, while watching medium-small male move next to him; the call was accompanied by a very weak tusk-threat; I: Grunt by medium male while threateningly standing up in response to the approach of a smaller medium male (unaccompanied by tusk threat); J: Grunt by medium male as adjusting his prone position in response to a small male moving near his rump

than a few meters. Finally, non-submissive walruses often emit single, undirected expirations (usually snorts) when surprised (e.g. when suddenly awakened by being jostled or struck).

Other kinds of sounds are given on and near the hauling ground. These include "whistling", a "rusty door" sound, a "Coke bottle" sound (similar to the sound produced by blowing down the neck of a bottle), knocks, "bongs", prolonged nasal snorts, and a soft tonal call by females toward their offspring (for some discussion of these sounds, see Miller 1975b; Ray and Watkins 1975; Schevill et al. 1966). The calls by females are heard infrequently, perhaps largely because of their softness; the other calls mentioned are associated with aquatic activities, and are mainly given at the water surface.

Discussion

General comments

The number of walruses on or near the hauling grounds during our study was affected proximately by sea ice, polar bears, and man. However, main haulout trends were affected little by these factors, and were likewise influenced immeasurably by the extremes of weather and temperature we observed (the latter two factors certainly affect haulout patterns, however; see Fay and Ray 1968; Mansfield 1958; Miller 1976; Ray and Fay 1968; Salter 1978, 1979). Knowledge of the dynamics and distribution of walruses at all regional hauling grounds is probably necessary to understand trends at a single one. However, it is apparent that continuous access to each hauling ground is not crucial, and that some hauling grounds may remain unused for long periods of time even when walruses are in the vicinity.

Most walruses occurred in groups when in the water. Group size varied according to group activity, and to age and sex of group members. Expectedly, the largest groups were Rafting and the smallest were Travelling. Males tended to occur in small groups, and dependent young (and by extension, females) in larger ones. This trend is only partly explained by the obvious link between females and their offspring, and by the occurrence of Nursing walruses in Rafting groups. Additionally, males tended to be segregated from females with offspring. The means by which segregation is effected are unknown, but its significance probably lies in the different time and energy budgets of the sexes, imposed by the costs of lactation, the need to nurse undisturbed for long periods, differences in food requirements related to body size, etc.

Few data on group size in walruses are available. For Pacific walruses, Fay and Ray (1968) and Fay (1982) summarize published and unpublished data for groups on ice and in the water, and Wartzok and Ray (1980) summarize data on group sizes on ice. These references indicate that walrus groups are largest on land, smaller on ice, and smallest in the water. Of 300 groups noted in the water in March and April, 211 (70 %) contained 1–2 walruses; this compares with 56 % in our study (Fay 1982). Information on size and composition of groups of Atlantic and Pacific walruses feeding and travelling in open water are needed, before the significance of our data, on groups near shore, to walrus social structure can be appraised.

Males were in the minority in both years of study. This too may reflect a sexual difference in schedules, with males spending more time at sea. Estimates of composition of summering herds at other hauling grounds are needed to investigate this. Clearly, to resolve this and other important questions about herd structure and composition (including the relative proportions of dependent young of different ages), simultaneous research at all major regional hauling grounds, and research into feeding ecology near Coats Island, are badly needed.

Social behavior

The high sociality of walruses is expressed in their extreme year-round gregariousness on land and ice, and at sea, and their habit of lying in tightly packed herds when hauled out. Aggressive behavior within herds on land and ice is frequent and time-consuming, especially during early phases of haulout (Miller, 1975b, 1976; Salter 1978, 1979, 1980). The results of such behavior are usually minor, though Salter (1978, 1980) saw one male, bleeding from six tusk wounds, chased out of the water and around a herd on land, then back into the water. We saw nothing comparable. The high levels of agonism within hauled-out herds contrast with the generally amicable behavior in groups at sea. Threats and submission occur there, but are generally brief and mild. This reflects the fact that walruses on land and ice must frequently threaten other animals to gain and defend space, and to prevent themselves from being too crowded; the latter can lead to death, especially of young animals (Fay and Kelly 1980; Fay in litt.). Such considerations do not apply to groups at sea, though extremes of threatening and fighting behavior occur in water during the winter rut, and occasionally among males at other times of year (cf. Salter's observation).

Overt social behavior occupied no more than about 1 % of walruses' time in the water, except for dependent young (and excluding mother-calf behavior), and most occurred in Rafting groups. Dependent young spent about 6 % of their time interacting with walruses other than their mothers, in keeping with dependents' high activity levels and frequent social play. Mother-offspring behavior comprised about a third of females' time, and about half of dependents' time in Rafting groups; comparative figures for walruses on land or ice, and for other pinnipeds, are unfortunately not available. Estimates of terrestrial time budgets of summering Pacific and Atlantic walruses are presented by Miller (1976) and Salter (1978, 1979). It is difficult to make useful quantitative comparisons, because the former study dealt only with males, and the latter recognized very broad behavioral categories for small numbers of animals (maximal herd size of 129).

It has long been recognized that walruses Nurse both in or out of the water, and Loughrey (1959) has mentioned the most commonly used aquatic posture (vertical upright). Our observations indicate that aquatic Nursing is common and significant, and it seems likely that female-offspring pairs are not reliant upon land or ice to Nurse (Fay [1982] reports that even aquatic parturition may occasionally occur). This is also true of the Common Seal, *Phoca vitulina* (Calambokidis et al. 1978; Knudtson 1974), but aquatic nursing is unimportant or undescribed for other phocids. We know of no observations on aquatic Nursing in Otariidae, but it may occur in all sea lion species, and those species of fur seals in which females and their offspring remain together for a year or more and probably feed together at sea (including *Arctocephalus australis*, *A. galapagoensis*, and *A. pusillus*: Bonner 1981; Trillmich 1981; Trillmich and Majluf 1981). However, it seems clear that aquatic Nursing is better developed and commoner in walruses than in any other pinniped species. This development has been promoted by the extreme aquatic specialization of the species and the long female-offspring bond, and has been made necessary by two forces: the absence of attachment to a fixed spatial location for Nursing, in contrast to Otariidae; and the unpredictability of available substrate and suitable weather for haulout. Finally, it must be mentioned that adoptive behavior may be widespread and highly important to Pacific walruses (Eley 1980; Fay 1982). Our observations shed no light on this phenomenon for Atlantic walruses, but the possibility should be considered in future studies.

Acknowledgements

Particular thanks are due to Dr. A. W. Mansfield, for encouraging and making the 1978 study possible, and for providing further support in 1980. Many other people aided this work, from preliminary organization through data analysis, and we thank them all: K. Kovacs, A. Hussey, B.

MacCullogh, J. Nakoolak, P. and K. Rawlings, and G. Watt. Financial support was generously given by the National Geographic Society and the World Wildlife Fund (Canada); other support was from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (individual operating grant to E. H. Miller, York University) and the Smithsonian Institution Fluid Research Fund. We thank Drs. F. H. Fay, A. W. Mansfield, and D. G. Wartzok for their detailed and constructive comments on drafts of this paper.

Zusammenfassung

Verhalten vom Atlantischen Walroß, Odobenus rosmarus rosmarus (L.) auf Coats Island, N. W. T. (Kanada) im Sommer

Walrosse nutzen verschiedene Rastplätze auf und in der Umgebung von Coats Island im nördlichen Teil der Hudson Bay. Von bestimmten Rastplätzen können sie aus unbekannten Gründen längere Zeit abwesend sein, und häufig verbleiben sie sogar dann im Wasser, wenn sie an Land gehen könnten. Eine große Gefahr stellen wahrscheinlich Eisbären für junge Walrosse in diesem Gebiet dar. Viele Beweise von Eisbärüberfällen wurden gefunden.

Weibliche Walroßherden waren auf dem Festland und in der Nähe der Küste vorherrschend. Weibchen mit Kälbern neigten dazu, in der Nähe der Küste an Land zu bleiben, solche mit Jungtieren anderer Altersklassen gingen weiter landeinwärts. Das könnte mit Überfällen durch Eisbären zusammenhängen.

Im Wasser nahe der Küste waren die Gruppen durchschnittlich 3,6 Walrosse stark. Die Gruppengröße nahm zu, wenn die Tiere wenig aktiv waren, umherziehende Gruppen waren am kleinsten. Weibchen mit Nachwuchs neigten dazu, sich von den Männchen abzusondern. Sie formierten wenig aktive Gruppen, in denen aquatisches Säugen stattfand. Einzelaktivitäten und soziale Aktivitäten innerhalb der Gruppen werden beschrieben und gemessen. Ältere, noch vom Muttertier abhängige Jungtiere werden gewöhnlich im Wasser gesäugt. Dabei zeigt ihre Bauchseite nach oben. Die Säugeperioden betragen durchschnittlich 12 Minuten.

In die Luft abgegebene Laute werden beschrieben. Die meisten zeigen ein ausgedehntes Frequenzspektrum. Unterschiedliche Lautäußerungen werden als Drohung eingesetzt. Große Bedeutung hat das Brüllen. Es wird bei vielen Gelegenheiten von subadulten Individuen eingesetzt, von adulten Tieren nur dann, wenn sie Unterwerfung zum Ausdruck bringen.

Literature

Bonner, N. (1981): Southern fur seals *Arctocephalus* (Geoffroy Saint-Hilaire and Cuvier, 1826). In: Handbook of Marine Mammals, vol. 1. The Walrus, Sea Lions, Fur Seals and Sea Otter. Ed. by Ridgway, S. H.; Harrison, R. J. 161–208. New York: Academic Press.

Burns, J. J. (1965): The walrus in Alaska. Juneau, Alaska: Alaska Dept. Fish and Game.

— (1970): Remarks on the distribution and natural history of pagophilic pinnipeds in the Bering and Chukchi Seas. J. Mammalogy **51**, 445–454.

Calambokidis, J. et al. (1978): Chlorinated Hydrocarbon Concentrations and the Ecology and Behavior of Harbor Seals in Washington State Waters. Olympia, Washington, USA: Evergreen State College.

Davis, R. A.; Finley, K. J.; Richardson, W. J. (1980): The Present Status and Future Management of Arctic Marine Mammals in Canada. Yellowknife, N. W. T., Canada: Science Advisory Board of the Northwest Territories.

Eley, T. J., Jr. (1978): A possible case of adoption in the Pacific walrus. Murrelet **59**, 77–78.

Fay, F. H. (1981): Walrus *Odobenus rosmarus* (Linnaeus, 1758). In: Handbook of Marine Mammals, vol. 1. The Walrus, Sea Lions, Fur Seals and Sea Otter. Ed. by Ridgway, S. H.; Harrison, R. J. 1–23. Academic Press: New York.

— (1982): Ecology and Biology of the Pacific Walrus *Odobenus rosmarus divergens* Illiger. U. S. Dept. of the Interior, Fish and Wildlife Service, North American Fauna Series 74.

Fay, F. H.; Kelly, B. P. (1980): Mass natural mortality of walruses *(Odobenus rosmarus)* at St. Lawrence Island, Bering Sea, autumn 1978. Arctic **33**, 226–245.

Fay, F. H.; Ray, C. (1968): Influence of climate on the distribution of walruses, *Odobenus rosmarus* (Linnaeus). I. Evidence from thermoregulatory behavior. Zoologica **53**, 1–18.

Kiliaan, H. P. L.; Stirling, I. (1978): Observations on overwintering walruses in the eastern Canadian high arctic. J. Mammalogy **59**, 197–200.

Knudtson, P. M. (1974): Mother-pup behavior within a pupping colony of harbor seals *(Phoca vitulina richardi)* in Humboldt Bay, California. M. A. thesis. Humboldt, Calif., USA: Calif. State Univ.

Loughrey, A. G. (1959): Preliminary Investigation of the Atlantic Walrus *Odobenus rosmarus rosmarus* (Linnaeus). Can. Wildl. Serv. Manage. Bull. Ser. 1, No. 14, 1–23.

Mansfield, A. W. (1958): The Biology of the Atlantic Walrus *Odobenus rosmarus rosmarus*

(Linnaeus) in the eastern Canadian arctic. Ph. D. thesis. Montreal, P. Q., Canada: McGill University.

Miller, E. H. (1975a): A comparative study of facial expressions of two species of pinnipeds. Behaviour **53**, 268–284.

— (1975b): Walrus ethology. I. The social role of tusks and applications of multidimensional scaling. Can. J. Zool. **53**, 590–613.

— (1976): Walrus ethology. II. Herd structure and activity budgets of summering males. Can. J. Zool. **54**, 704–715.

— (1982): Herd organisation and female threat behaviour in Atlantic walruses *Odobenus rosmarus rosmarus* (L.). Mammalia **46**, 29–34.

Ray, C.; Fay, F. H. (1968): Influence of climate on the distribution of walruses, *Odobenus rosmarus* (Linnaeus). II. Evidence from physiological characteristics. Zoologica **53**, 19–32.

Ray, C.; Watkins, W. A. (1975): Social function of underwater sounds in the walrus *Odobenus rosmarus*. Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer **169**, 524–526.

Reeves, R. R. (1978): Atlantic Walrus *(Odobenus rosmarus rosmarus)*: a Literature Survey and Status Report. U. S. Dept. of the Interior, Fish and Wildlife Service, Res. Report 10.

Salter, R. (1978): Normal Behaviour and Disturbance Responses of Walruses (*Odobenus rosmarus* L.) during Terrestrial Haul-out, Eastern Bathurst Island, N. W. T., July–August 1977. Toronto, Ontario, Canada: Report to Polar Gas Env. Program by LGL Ltd., Env. Res. Assoc.

Salter, R. E. (1979): Site utilization, activity budgets, and disturbance responses of Atlantic walruses during terrestrial haul-out. Can. J. Zool. **57**, 1169–1180.

— (1980): Observations on social behaviour of Atlantic walruses (*Odobenus rosmarus* L.) during terrestrial haul-out. Can. J. Zool. **58**, 461–463.

Schevill, W. E.; Watkins, W. A.; Ray, G. C. (1966): Analysis of underwater *Odobenus* calls with remarks on the development and function of the pharyngeal pouches. Zoologica **51**, 103–106.

Smith, T. G. (1980): Polar bear predation of ringed and bearded seals in the land-fast sea ice habitat. Can. J. Zool. **58**, 2201–2209.

Stirling, I. (1983): The evolution of mating systems in pinnipeds. Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm. **7**, 489–527.

Trillmich, F. (1981): Mutual mother-pup recognition in Galapagos fur seals and sea lions: cues used and functional significance. Behaviour **78**, 21–42.

Trillmich, F.; Majluf, P. (1981): First observations on colony structure, behavior, and vocal repertoire of the South American fur seal (*Arctocephalus australis* Zimmermann, 1783) in Peru. Z. Säugetierkunde **46**, 310–322.

Wartzok, D.; Ray, G. C. (1980): The Hauling-out Behavior of the Pacific Walrus. U. S. Marine Mammal Commission, Rep. MMC-75/15, 46 pp.

Authors' addresses: Dr. E. H. Miller, Vertebrate Zoology Division, British Columbia Provincial Museum, Victoria, British Columbia, Canada, V8V 1X4, and Biology Department, University of Victoria, Victoria, British Columbia, Canada, V8W 2Y2, and Dr. D. J. Boness, National Zoological Park, Smithsonian Institution, Washington, D. C. 20008 USA

Cannomys badius (Hodgson, 1842) in Bangladesh[1] (Rodentia: Rhizomyidae)

By D. Kock and H. Posamentier

Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a. M.

Receipt of Ms. 7. 4. 1983

The occurrence of *Cannomys badius* (Hodgson, 1842) in Bangladesh reported hereunder appears to be the first record of the species for the country. However, *C. badius* was listed for the first time by Siddiqi (1969) as "said to occur in the North and East of the Province [East Pakistan = Bangladesh]"; Siddiqi did not include it in his earlier list (1961). Alam (1976) states the species to be present in the upper Mymensingh and upper Sylhet Districts, which is not supported by evidence of specimens collected, but has parallels in other unlikely species records for Bangladesh, e.g. *Belomys pearsoni, Tamiops mcclellandi, Micromys minutus* and *Pitymys sikimensis.* Khan (1982a, b) supposes *C. badius* to be present in Sylhet, but has no evidence of its occurrence.

In October 1981, we traced a single specimen used for demonstration purposes by the Directorate Plant Protection, Dhaka. It was collected on January 5th., 1968, by M. A. Hasib near Raozan (Raojan), 22° 27′ N.–91° 58′ E., 13 miles ne. of Chittagong Town, in Chittagong District. The specimen was mounted as liquid preserve in a square glass jar, gnawing head deep into a root of rubber tree (*Hevea brasiliensis*).

Zoogeographically the occurrence of *C. badius* in SE-Bangladesh is not surprising as the fauna in this part of the country shows a remarkable relationship to the Indo-Chinese region (cf. Kock 1982; Kock and Schröder 1982).

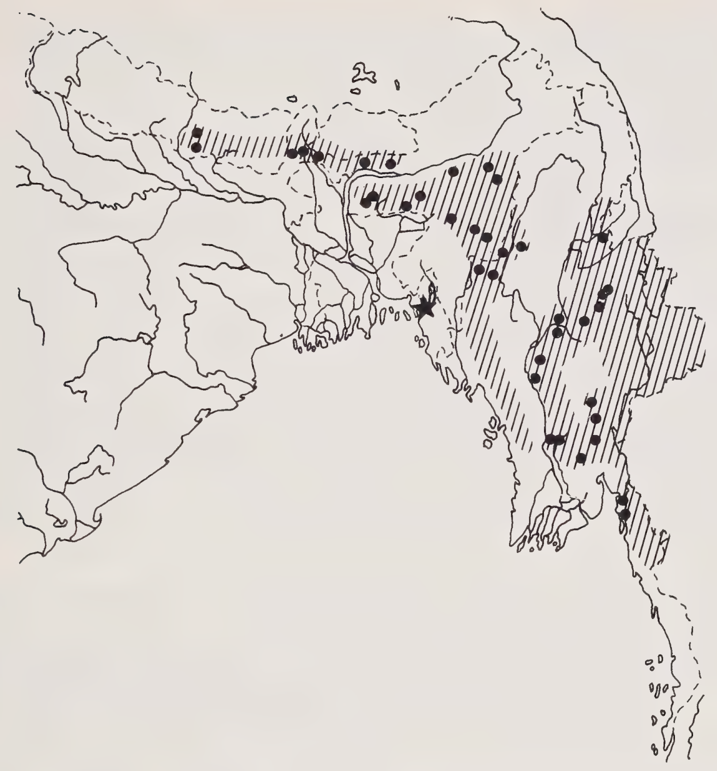
The distribution of *C. badius* has been outlined in rough maps by Biswas and Tiwary (1969) and Lekagul and McNeely (1977). To demonstrate the significance of the range extension into the Chittagong District, another distribution map has been sketched for the Indo-Burmese area (see Fig); not all known locality records are shown as detailed maps of the region are not available and locality data are not accompanied by coordinates; however, this map is less generalised than the previous ones cited above.

Within the Indo-Burmese region the following distribution is recorded: East Burma from Tenasserim northwards to Moulmein, Toungoo, through Pegu and Mt. Popa to Sagaing (Blyth 1875; Wroughton 1920; Ellerman 1947), Shan States north to Bhámo (Blanford 1891; Sclater 1891; Wroughton 1920; Ellerman 1947) and to Kakhyen (Sclater 1891); West Burma from Arrakan (Blyth 1875; Sclater 1891) northwards to Chin Hills and Kindat area, into Chindwin Valley and Kabaw Valley (Wroughton 1920; Ellerman 1947). In Assam the species is known from Naga Hills (Sclater 1891; Mills 1923), Manipur (Blanford 1891; Sclater 1891; Wroughton 1920; Ellerman 1947; Nath 1952), Cachar (Sclater 1891), in central Assam from Mikir Hills and Golaghat (Ellerman 1947) and in Meghalaya from Jaintia Hills, Khasi Hills (Sclater 1891; Wroughton 1920; Ellerman 1947) and Garo Hills (Hinton and Lindsay 1926; Kurup 1965). North of the Brahmaputra, *C. badius* occurs in Kamrup (Hinton and Lindsay 1926; Kurup 1965), Bhutan (Blanford 1891), Bhutan Duars (Inglis et al. 1919; Wroughton 1921; Ellerman 1947), Jalpaiguri District (Inglis et al. 1919), Darjeeling

[1] Senckenberg in der Dritten Welt, Nr. 11. – Nr. 10: Senckenbergiana biol. **63** (3/4): 167–180, 1983 (for 1982).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4805-0314 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 314–316

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7



Distribution of *Cannomys badius* in South Asia (hatched areas and dots) and range extension into Bangladesh (star)

(Wroughton 1920; Ellerman 1947), Sikkim Terai (Jerdon 1874; Sclater 1891; Wroughton 1921) and west to the Duars in eastern Nepal (Blanford 1891; Sclater 1891; Hinton and Fry 1923; Ellerman 1947; Chesemore 1970). – *C. badius* is not yet recorded from Tripura (= Hill Tipperah; cf. Agrawal and Bhattacharyya 1977) and Mizoram (Lushai Hills), which would link up the Bangladesh record with the main range of the species.

References

Agrawal, V. C.; Bhattacharyya, T. P. (1977): Notes on a collection on mammals from Tripura. Rec. zool. Surv. India **73**, 135–157.

Alam, M. Z. (1976): Rodents of Bangladesh. Bangladesh J. agric. Res. **2**, 17–29.

Biswas, B.; Tiwari, K. K. (1969): Taxonomy and distribution of Indian rodents. India Rodent Symp., 9–45.

Blanford, W. T. (1891): Mammalia (Chiroptera, Rodentia, Ungulata, Cetacea, Sirenia, Edentata). – In: Blanford, W. T. (Ed.): The fauna of British India, including Ceylon and Burma. London: Taylor and Francis.

Blyth, E. (1875): Catalogue of mammals and birds of Burma. J. Asiat. Soc. Bengal **44**, Suppl., 1–167.

Chesemore, D. L. (1970): Notes on the mammals of southern Nepal. J. Mammalogy **51**, 162–166.

Ellerman, J. R. (1947): A key to the Rodentia inhabiting India, Ceylon, and Burma, based on collections in the British Museum. J. Mammalogy **28**, 249–278.

Hinton, M. A. C.; Fry, T. B. (1923): Bombay Natural History Society's mammal survey of India, Burma and Ceylon. Report No. 37, Nepal. J. Bombay nat. Hist. Soc. **29**, 399–428.

Hinton, M. A. C.; Lindsay, H. M. (1926): Bombay Natural History Society's mammal survey of India, Burma and Ceylon. No. 41, Assam and Mishmi Hills. J. Bombay nat. Hist. Soc. **31**, 383–403.

Inglis, C. M.; Travers, W. L.; O'Donel, H. V.; Shebbeare, E. O. (1919): A tentative list of the vertebrates of the Jalpaiguri District, Bengal. J. Bombay nat. Hist. Soc. **26**, 819–825.
Jerdon, T. C. (1874): The mammals of India: a natural history of all the animals known to inhabit continental India. London: J. Wheldon.
Kock, D. (1982): Geheiligte Fische und Reptilien – Belege früherer Kulturen in Bangladesh. Natur u. Museum **112**, 349–355.
Kock, D.; Schröder, H. (1982): Die Gattung *Python* in Bangladesh. Salamandra **17**, 112–118 (for 1981).
Khan, M. A. R. (1982a): On the distribution of the mammalian fauna of Bangladesh. 2nd. natn. Forestry Conf. Bangladesh, 13pp.
— (1982b): Wildlife of Bangladesh. A checklist. Dhaka: Univ. of Dhaka.
Kurup, G. U. (1965): On a collection of mammals from Assam and Uttar Pradesh. J. Bengal nat. Hist. Soc. **33**, 185–209.
Lekagul, B.; McNeely, J. (1977): Mammals of Thailand. Bangkok: Assoc. Conserv. Wildlife.
Mills, J. R. (1923): Bombay Natural History Society's mammal survey of India, Burma and Ceylon. No. 36, Naga Hills. J. Bombay nat. Hist. Soc. **29**, 221–229.
Nath, B. (1952): On a collection of mammals from Assam (India) with special reference to the rodents. Rec. Indian Mus. **50**, 271–285.
Sclater, W. L. (1891): Catalogue of Mammalia in the Indian Museum, Calcutta. Part II. Rodentia, Ungulata, Proboscidea, Hyracoidea, Carnivora, Cetacea, Sirenia, Marsupialia, Monotremata. Calcutta: Trust. Indian Mus.
Siddiqi, M. S. U. (1961): Checklist of mammals of Pakistan with particular reference to the mammalian collection in the British Museum (Nat. Hist.), London. Biologica (Lahore) **7**, 93–225.
— (1969): Fauna of Pakistan. Karachi: Agric. Res. Council.
Wroughton, R. C. (1920): Summary of the results from the Indian mammal survey of the Bengal Natural History Society. Part VI. J. Bombay nat. Hist. Soc. **27**, 57–85.
— (1921): Summary of the results from the Indian mammal survey of the Bengal Natural History Society. Appendix. J. Bombay nat. Hist. Soc. **27**, 520–534.

Authors' addresses: Dr. Dieter Kock, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberg-Anlage 25, D-6000 Frankfurt a. M.; Heimo Posamentier, Bangladesh-German Plant Protection Programme, Directorate of Plant Protection, 75, Kakrail Road, 2-Dhaka, Bangladesh

Nachweis von Zytomegalie-Viren in der submandibulären Speicheldrüse europäischer und algerischer Igel (*Erinaceus europaeus* und *Aethechinus algirus*). Ein neuer Aspekt der Selbstbespeichelung

Von M. Günther und H. E. Schaefer

INBIFO Institut für biologische Forschung Köln und Pathologisches Institut der Universität zu Köln

Eingang des Ms. 5. 11. 1982

Bei der lichtmikroskopischen Untersuchung von Unterkieferspeicheldrüsen von 8 männlichen und 5 weiblichen Igeln der Spezies *Aethechinus algirus* und 3 männlichen Igeln der Spezies *Erinaceus europaeus* wurde bei 8 algerischen und 1 europäischen Igel der von Zytomegalie-Virus bekannte zytopathische Effekt beobachtet (Hanshaw 1968). Dabei

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4805-0316 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 316–320

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

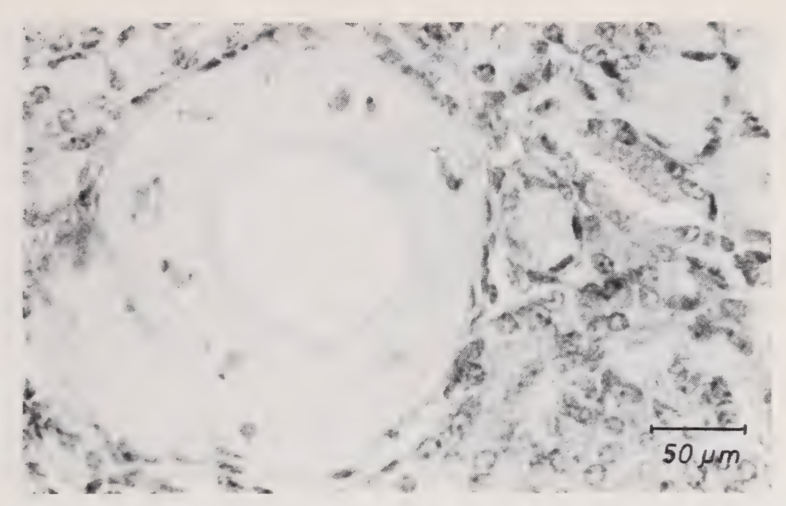


Abb. 1. Speicheldrüsengewebe eines algerischen Igels mit zytomegal transformiertem Epithel eines Drüsenausführungsganges

handelte es sich um Gruppen von ins Riesenhafte vergrößterten Zellen, deren Kerne bläschenförmig aufgetrieben waren und deren Chromatin merkwürdig verklumpt erschien (Abb. 1). Bei stärkerer Vergrößerung erkannte man neben wenigen basophilen Nukleolen eosinophile intranukleäre Einschlußkörper sowie ein Kernödem. Das Zytoplasma war wie das der mukösen Drüsenzellen diffus feinstgranulär eosinophil strukturiert. In einigen Fällen war keine oder eine nur geringe Reaktion auf die alterierten Zellen zu finden. In anderen Fällen waren die Gruppen megal transformierter Zellen umgeben von lymphozytären Infiltraten. Zumindest zum Teil waren die Epithelien der Drüsenausführungsgänge betroffen. In keinem Fall war die Läsion so ausgedehnt, daß die Drüsenfunktion gestört wurde. Verhalten und Allgemeinzustand der Igel waren normal.

Elektronenmikroskopisch bestanden die intranukleären Einschlußkörper aus desorganisiertem oder grobwabig strukturiertem Chromatin. Weiterhin waren Nukleolen mit nukleolusassoziiertem Chromatin erkennbar (Abb. 2). Bei noch stärkerer Vergrößerung tauchten im Kern neben Chromatinaggregaten Viruspartikel in Form von membranbegrenzten leeren kugelförmigen Gebilden von ca. 100 nm Durchmesser auf. Bei diesen Gebilden handelte es sich um typische Virus-Protein-Mäntel (Kapside). In anderen Arealen bzw. in anderen infizierten Zellen ließen sich neben leeren Kapsiden Nukleokapside nachweisen (Abb. 3). Die Nukleokapside besaßen einen DNS-haltigen Kern, der sich unterschiedlich elektronendicht darstellte. In manchen Zellen fanden sich Viruspartikel auch im Zytoplasma. Bei der Ausschleusung aus dem Kern hatten sie offenbar Anteile von der Kernmembran und möglicherweise auch etwas Karyoplasma mitgenommen. Dieses Material umgab sie als Hülle. Auffallend war, daß die Viruspartikel im Zytoplasma in größeren Vesikeln lagen. Sehr selten haben wir im Zytoplasma von infizierten Zellen Niederschläge von kristellartigem Charakter gefunden. Im übrigen konnten wir die Beobachtung von Tandler und MacCallum (1972, 1974) sowie Bani-Sacchi (1973) über den ungewöhnlich komplizierten Aufbau der Sekretgranula in normalen serösen Speicheldrüsenepithelien bestätigen, die damit offenbar zu den am höchsten organisierten serösen Sekretgranula der Submandibulardrüse gehören, die bisher bei Säugetieren einschließlich des Menschen beschrieben wurden (Abb. 4).

Zytomegalievirus-Infektionen wurden im Tierreich bisher festgestellt bei Meerschweinchen, Mäusen, Ratten, Hamstern, Maulwürfen, Eichhörnchen, Hunden, Schafen, Pferden,

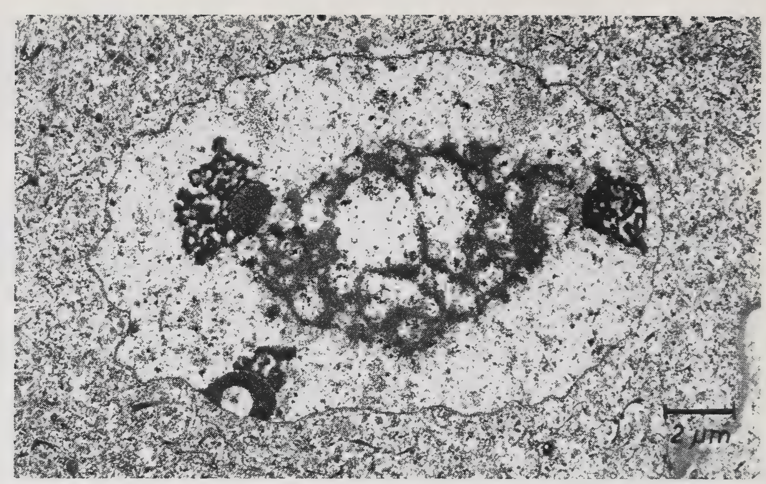


Abb. 2. Ultrastruktur des Kernes einer zytomegal transformierten Speicheldrüsenepithelzelle eines algerischen Igels. Am rechten Bildrand Anteile der Zellmembran. Im Zellkern der aus grobwabig strukturiertem Chromatin aufgebaute Einschlußkörper neben drei Nukleolen mit nukleolusassoziiertem Chromatin

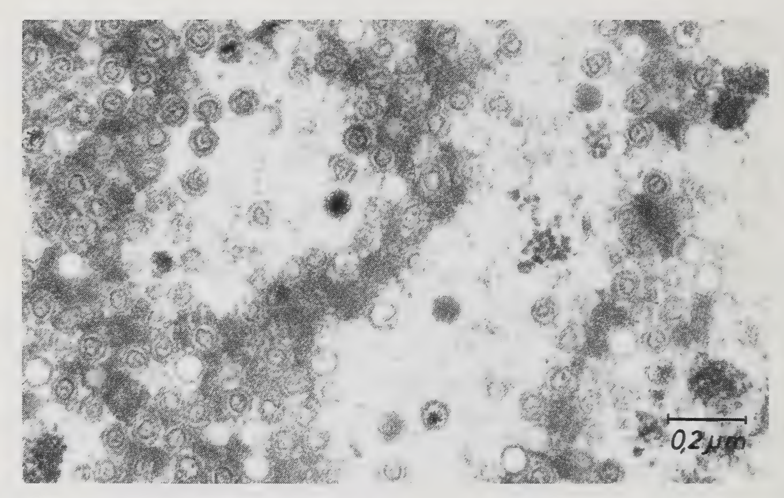


Abb. 3. Intranukleäre Zytomegalie-Viruspartikel in einer Speicheldrüsenepithelzelle eines algerischen Igels. Neben inkompletten Viren (Kapside) erkennt man eine Vielzahl von Nukleokapsiden mit einem Durchmesser von ca. 100 Nanometer

Elefanten und Affen (Übersicht bei CHEVILLE 1975). Bei algerischen Igeln *Aethechinus algirus)* wurde bei Zytomegalie 1975 durch KARSTAD beschrieben. Er fand sie bei der Hälfte von 10 untersuchten freilebenden Igeln, die wie unsere Igel keine Krankheitserscheinungen aufweisen.

Unsere lichtmikroskopischen Befunde stimmen mit denen von KARSTAD sehr gut überein. Verblüffend ist auch die gute Übereinstimmung in der Häufigkeit des Nachweises der Infektion. Die in infizierten Zellen hin und wieder aufgetretenen Niederschläge von kristallartigem Charakter deuten wir als im Überschuß synthetisierte Virusbestandteile, die im Zytoplasma in dieser Form ausgefallen sind. Solche Kristalle sind auch bei der Mäuse-Zytomegalievirusinfektion beschrieben worden (RUEBNER et al. 1964).

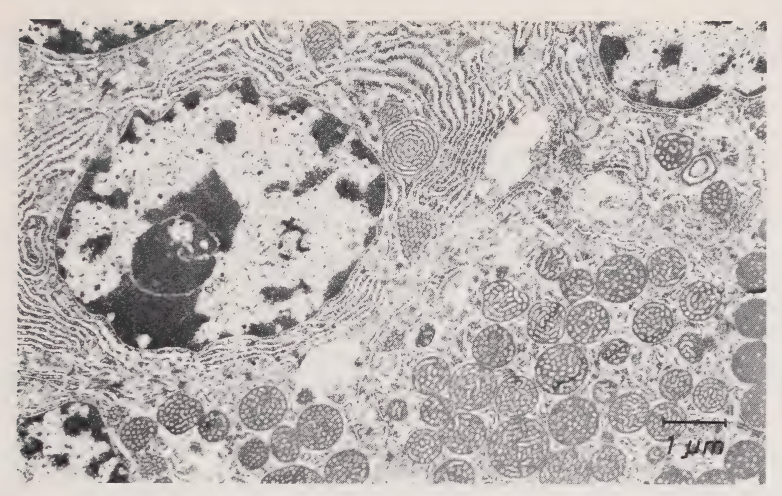


Abb. 4. Ultrastruktur von normalen serösen Speicheldrüsenzellen eines algerischen Igels. Das Bild zeigt den hochentwickelten sekretorischen Apparat. Neben Sekretgranula mit ungeordneter Struktur sind Granula mit konzentrischen Ringen bzw. Schalen, die wie Schießscheiben aussehen, vorhanden (sog. „op-art-bodies“)

Das weltweit verbreitete Zytomegalie-Virus, das zur Gruppe der Herpesviren gehört (MELNICK 1975), kann zumindest beim Menschen schwere akute systemische Infektionen auslösen. Die häufigste Art der Infektion ist jedoch die chronische bzw. latente Infektion eines oder mehrerer Organe als Folge einer milde oder inapparent verlaufenden Erkrankung. Sie wird zufällig postmortal durch das Auffinden der typischen intranukleären Einschlußkörper im Gewebe diagnostiziert. Eine andere Bezeichnung für das Virus ist Speicheldrüsenvirus. Dieser Ausdruck nimmt Bezug auf die Eigentümlichkeit, daß bei der Zytomegalie fast immer die Speicheldrüsen mitbefallen sind. Es liegt nahe, hier den Sitz einer persistierenden Virusinfektion zu sehen, die unter bestimmten Umständen generalisieren kann. Es sollen speziesspezifische oder zumindest für nahe verwandte Arten spezifische Subtypen existieren (BLACK 1963). Über die Modalitäten der Übertragung und die Faktoren, die zu den verschiedenen Manifestationsformen der Infektion führen, ist wenig bekannt (DAHM 1980). So ist es auch nicht auszuschließen bzw. nicht untersucht, ob die Infektionen im Tierreich ein Reservoir für menschliche Zytomegalievirus-Infektionen darstellen.

Die nachgewiesenen Zytomegalie-Viren in den Speicheldrüsen und die offenbar weite Verbreitung der Infektion regen dazu an, nach Zusammenhängen zwischen dieser Beobachtung und dem bei Igeln bekannten Phänomen der Selbstbespeichelung zu suchen. Die bisherigen Erklärungsversuche für das Selbstbespeicheln reichen von der Vorstellung, daß der Eigengeruch des Igels zum Schutz vor Feinden überdeckt werden solle bis hin zu der Deutung, daß durch den Auswurf des Speichels das Jacobsonsche Organ der Igel betriebsbereit gehalten werde (Übersicht bei PODUSCHKA und FIRBAS 1968). Die nachgewiesenen Speicheldrüsenviren, die bei der Selbstbespeichelung in großer Zahl auf das Stachelkleid gelangen dürften, lassen es möglich erscheinen, daß es sich um eine besondere Art der „Vergiftung“ der Stacheln handelt. Die in ihrer ungewöhnlich weiten Verbreitung bisher nur von Maulwürfen und Meerschweinchen bekannte zytomegale Speicheldrüseninfektion könnte Folge einer durch Selbstbespeichelung begünstigten innerartlichen Viruspropagation sein.

Literatur

Bani-Sacchi, T. (1973): La Ghiandola sottomandibolare del riccio *(Erinaceus europaeus)* con particolare riferimento alle sue modificazioni durante l'ibernazione ed il risveglio. Arch. It. Anat. e Embriol. **78**, 141–163.

Black, P. H.; Hartley, J. W.; Rowe, W. P. (1963): Isolation of a cytomegalovirus from African green monkey. Proc. Soc. exp. Biol. (N. Y.) **112**, 601–605.

Cheville, N. F. (1975): Cytopathology in Viral Disease. In: Monographs in Virology. Ed. by J. L. Melnick. Basel, München, Paris, London, New York, Sydney: S. Karger. Vol. **10**.

Dahm, H. H. (1980): Zytomegalie des Neugeborenen und des Erwachsenen. Med. Welt **31**, 64–69.

Hanshaw, J. B. (1968): Cytomegaloviruses. Virol. Monographs **3**, 1–23.

Karstad, L. (1975): Cytomegalic inclusion disease in the east african hedgehog. J. Wildl. Dis. **11**, 187–188.

Melnick, J. L. (1975): Taxonomy of Viruses, 1975. Progr. med. Virol., Vol. **20**, 208–211. Basel, München, Paris, London, New York: S. Karger.

Poduschka, W.; Firbas, W. (1968): Das Selbstbespeicheln des Igels, *Erinaceus europaeus* Linne, 1758, steht in Beziehung zur Funktion des Jacobsonschen Organes. Z. Säugetierkunde **33**, 160–172.

Ruebner, B. H.; Miyai, K.; Slusser, R. J.; Wedemeyer, P.; Medearis, D. N., jr. (1964): Mouse cytomegalovirus infection, Am. J. Path. **44**, 799–821.

Tandler, B.; MacCallum, D. K. (1972): Ultrastructure and Histochemistry of the Submandibular Gland of the European Hegdhog, *Erinaceus europaeus* L. I. Acinar Secretory Cells. J. Ultrastructure Research **39**, 186–204.

— (1974): Ultrastructure and Histochemistry of the Submandibular Gland of the European Hedgehog, *Erinaeus europaeus.* II. Intercalated ducts and granular striated cucts. J. Anat. **117**, 117–131.

Anschriften der Verfasser: Dr. med. Manfred Günther, Pathologisches Institut, Universität Köln, Joseph-Stelzmann-Str. 9, D-500 Köln 41; Prof. Dr. med. Hans-Eckart Schaefer, Pathologisches Institut, Universität Freiburg, Albertstraße 19, D-7800 Freiburg

BUCHBESPRECHUNG

Bonner, J. T.: **Kulturevolution bei Tieren.** Berlin und Hamburg: Paul Parey 1983. 212 S., 52 Abb. DM 48,–. ISBN 3-489-617-3.

Ein Buch zum Thema „Entstehung und Entfaltung der Kultur bei Tieren" aus der Feder eines führenden Biologen darf Interesse bei einem recht weiten Leserkreis beanspruchen. Wenn der Autor von „Kultur bei Tieren" spricht, setzt diese Formulierung eine Begriffsdefinition voraus, die weit über den üblichen Sprachgebrauch hinausgreift. So definiert der Autor: „Unter Kultur verstehe ich die Weitergabe von Information durch Verhalten, insbesondere durch den Vorgang des Lehrens und Lernens. Dieser Begriff wird in einem Sinne gebraucht, der im Gegensatz zur Weitergabe von genetischer Information steht, die mit der direkten Vererbung von Genen von einer Generation zur anderen beruht" (S. 17).

Diese Definition ist als Schlüssel zum Verständnis des inhaltsreichen und originellen Buches zu beachten. Sie birgt allerdings auch die Gefahr von Mißverständnissen bei biologisch wenig geschulten Lesern. Im Grunde genommen führt das Buch an Hand eines reichen und originellen Materials letzten Endes zum Problem der Entstehung menschlicher Kultur. Die im Schrifttum vielfach erörterten Unterschiede zwischen biologischer und kultureller Evolution – Flexibilität und rasches Wirksamwerden des kulturellen Geschehens – werden an Hand zahlreicher Beispiele dargelegt. Es wird schließlich zum Ausdruck gebracht, daß die Fähigkeit zur Kulturentfaltung eine biologische Basis hat, die in der progressiven Entfaltung des Endhirns verankert ist. D. Starck, Frankfurt/M.



Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 248,– DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 45,– DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Vol. 48 (6), 312–384, Dezember 1983 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Prof. Dr. Dieter Kruska, Institut für Haustierkunde, Biologie-Zentrum, Neue Universität, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien“ abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

Z. Säugetierkunde 48 (1983) 6, 321–384
InterCode: ZSAEA 7 48 (6), 321–384 (1983)

Mit drei Beilagen des Verlages Paul Parey

Reproduction of *Rhinolophus clivosus* (Microchiroptera) in Natal, South Africa

By R. T. F. Bernard

Department of Zoology, Rhodes University, Grahamstown, South Africa

Receipt of Ms. 6. 5. 1983

Abstract

Investigated the reproductive cycle of *Rhinolophus clivosus.* The reproductive cycle of adults was characterized by copulation in May, sperm storage (in the oviducts and uterine horns) throughout winter hibernation, ovulation and fertilization in August, and parturition in December. Immature females came into oestrus in late September and parturition occurred in late January, after a three-and-a-half to four month gestation. Spermatogenesis and follicular development were similar to those previously described for members of this genus.

Introduction

Members of the genus *Rhinolophus* occur in tropical and temperate regions of the Old World, east to Australia, New Guinea, the Philippine Islands and Japan (Walker 1975).

Aspects of their reproduction have been described for species from northern Europe (Rollinat and Trouessart 1897; Matthews 1937; Gaisler 1966) and Australia (Dwyer 1966) where the reproductive cycles are characterized by a period of sperm storage during winter hibernation; from India (Ramakrishna 1950; Gopalakrishna and Ramakrishna 1977; Ramakrishna and Rao 1977) where the reproductive cycle is characterized by a period of delayed implantation; and from tropical Africa (Anciaux de Faveaux 1978) where reproduction is typically mammalian.

At least nine species of *Rhinolophus* occur in South Africa (Hayman and Hill 1971) yet precise details of the reproductive cycles are not available for any of them. Data for South Africa is limited to a report of lactating female *R. clivosus* in Natal in January (Harrison and Clancey 1952) and a brief description of the reproductive cycle of *R. clivosus* noting that sperm storage occurs (Laycock 1976).

The aim of this paper is to describe the reproductive cycle of *R. clivosus* and the work forms part of a larger study examining the reproduction of members of the genus *Rhinolophus* in South Africa.

Materials and methods

Specimens of *R. clivosus* were collected from several roosts (caves and disused mines) in the Natal Midlands area (c. 29° S) on an approximately two-weekly basis during 1981 (see Table). Specimens were killed by asphyxiation with carbon dioxide and the female reproductive tract or testes and epididymides removed. Tissues were fixed in Bouin's fluid for at least seven days and thereafter stored in 70 per cent alcohol. (All weighings were done from 70 per cent alcohol on a Sauter AR 100 analytical balance.) Following routine embedding and sectioning at 5 µm, sections were stained with Ehrlich's haematoxylin and eosin.

Changes in seminiferous tubule diameter were quantified by measuring two diameters at right angles in cross sections of ten seminiferous tubules per testis. Ovarian activity was quantified by plotting mean monthly diameters for secondary and Graafian follicles. Mean diameters were calcu-

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4806-0321 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 321–329

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Table

Numbers of *R. clivosus* collected during 1981

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Males	5	4	4	6	6	5	5	6	4	4	6	5
Females	6	6	6	5	6	4	6	6	6	6	6	6

lated from two measurements at right angles for all secondary and Graafian follicles from both ovaries. All diameters were measured with an ocular micrometer. Throughout this report, where sample size was more than ten, the mean value has been given plus or minus two standard deviations. Where sample size was less than ten, the mean value alone has been given.

For the purpose of this study two age groups have been recognised; immatures (less than one year old) and adults (more than one year old). Three factors were used to separate immature from adult specimens. Firstly, colouration: immature specimens have a grey pelage while adults have a brown colouration. Secondly, ossification of the epiphyses: epiphyses appeared to be fully ossified after nine months. And thirdly, degree of wear of the canines. Using banded individuals this method was found to give an accurate distinction between immatures and adults in 22 out of 28 cases (79 %).

Results

In Natal, *R. clivosus* hibernated from May to August inclusive.

Male reproduction

Male *R. clivosus* became reproductively active in their second year and as a result this description covers adult reproduction only. The annual changes in testis weight, cauda epididymis length and seminiferous tuble diameter are shown in Figure 1.

Mean testis mass increased ten times between December and April, a period which corresponded with spermatogenesis. Between July and December the seminiferous tubules comprised a single layer of sertoli cells and scattered spermatogonia (Fig. 2). Mitotic divisions of the spermatogonia were apparent in January and February and during February and March, the spermatocytes underwent maturation and division (Fig. 3). Spermatids were produced in April and May (Fig. 4) and spermatozoa were released from the testes in late April, May and June.

The time of onset of spermatogenesis varied considerably from individual to individual and from one seminiferous tubule to another so that between January and July the condition of the seminiferous tubules varied and examples of most stages of spermatogenesis could be found.

The increase in length of the cauda epididymis in April and May is a result of the release of spermatozoa from the testes and enlargement of the epididymides. All males collected between May and September had large amounts of spermatozoa in their epididymides and spermatozoa that remained after September were destroyed by large phagocytic cells (Fig. 5).

Female reproduction

Female *R. clivosus* became reproductively active after about six months and as a result, reproduction of the immatures differed from that of the adults. *R. clivosus* was seasonally monoestrous and monotocous.

Ovarian cycle

There was no significant difference in mean monthly follicular diameter from the two ovaries, although only follicles from the right ovary ovulated, and in Figure 6 measure-

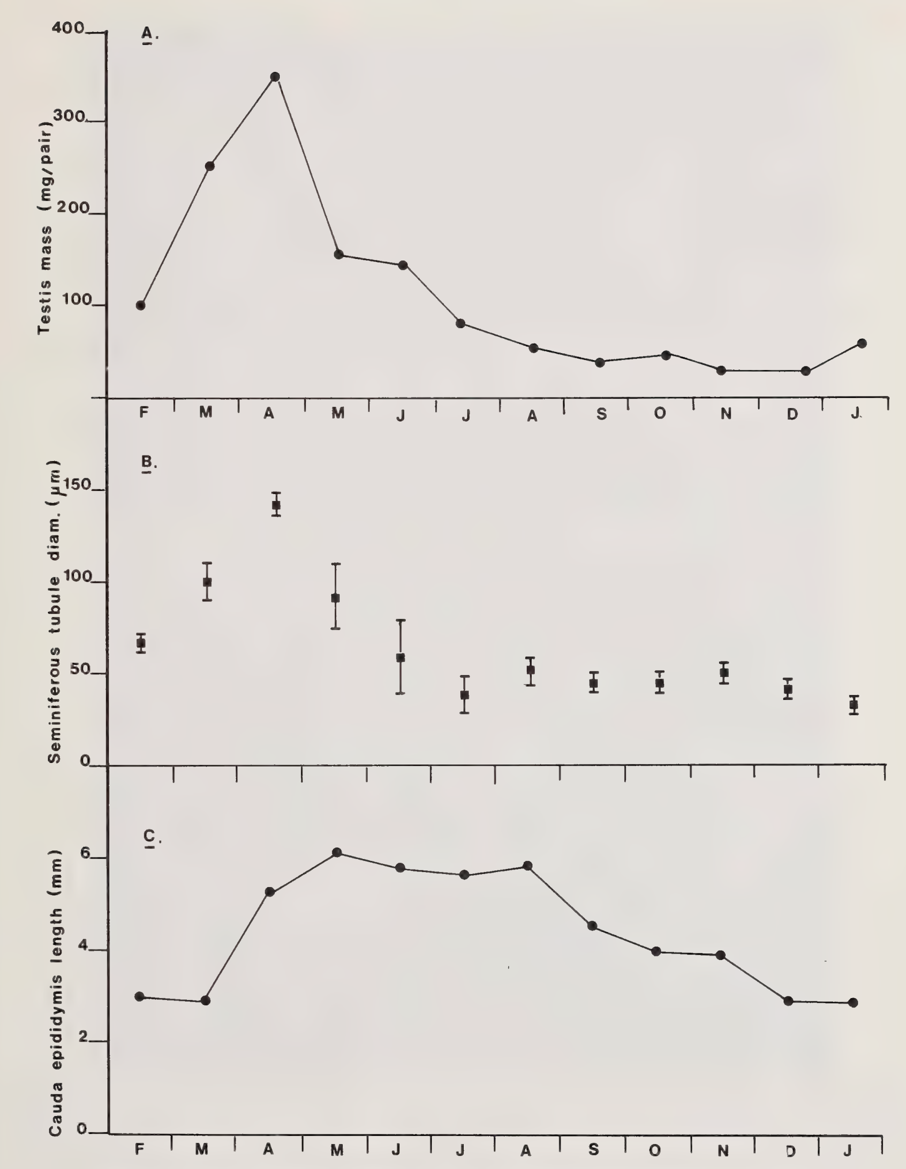


Fig. 1. Annual changes in, A: mean testis mass; B: mean seminiferous tubule diameter; and C: mean cauda epididymis length. (Vertical lines indicate mean plus or minus 2SD)

ments from the two ovaries have been pooled. In immatures, between January and June the ovaries were inactive, comprising a wide cortex filled with primordial and primary follicles, and a thin central medulla. The first cycle of follicular development began in July with the appearance of secondary follicles and the first Graafian follicles were present in August. Ovulation occurred in late September.

In adults, between October and February the ovaries were in a resting condition with very little development of secondary follicles and no Graafian follicles. During March and April there was a period of follicular development and in late March the first Graafian

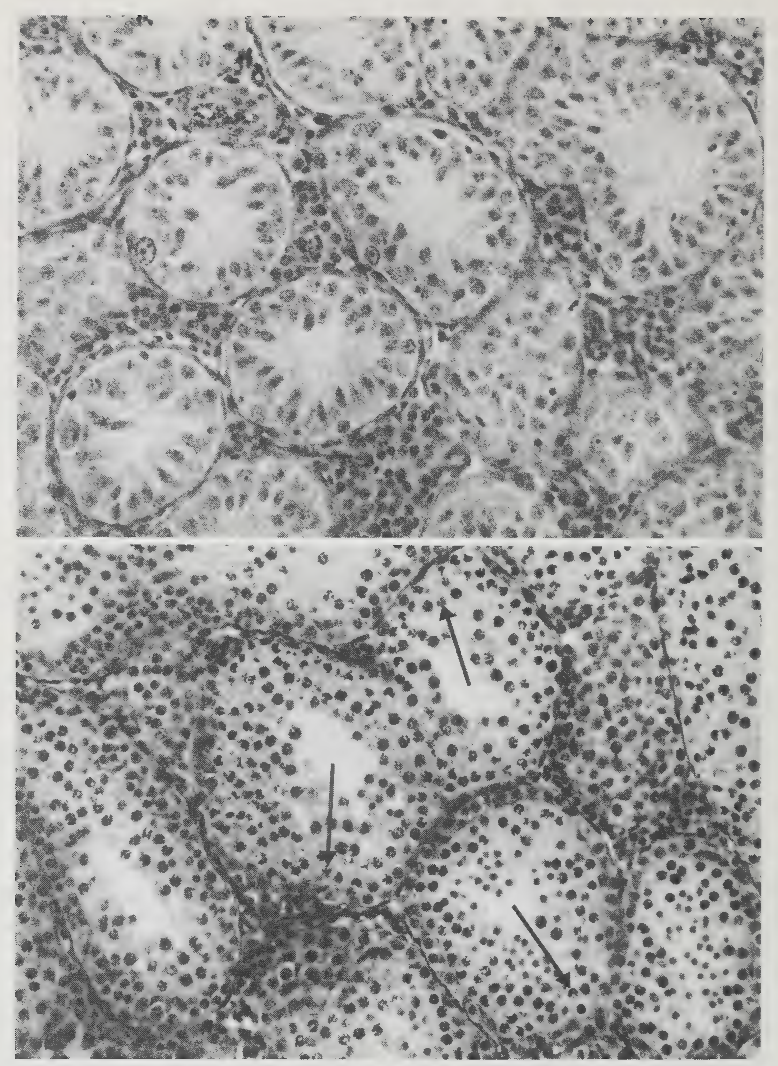


Fig. 2 (above). T. S. testis from a specimen collected in November, showing inactive seminiferous tubules lined by sertoli cells and spermatogonia (× 350). – *Fig. 3 (below).* T. S. testis from a specimen collected in March, showing dividing spermatocytes (arrows) (× 200)

follicles were present. Maximum Graafian follicle diameter was reached in June and ovulation occurred in August. (The Graafian follicles present during winter hibernation were not characterized by hypertrophied cumulus oophorus cells.) Between August and October there was a period of follicular atresia.

Female reproductive cycle

In immature specimens there was no reproductive activity during the first winter (Fig. 6). Oestrus, ovulation, copulation and fertilization occurred in late September and early October, and parturition occurred in late January after a three-and-a-half to four months gestation. Only the right uterine horn was functional.

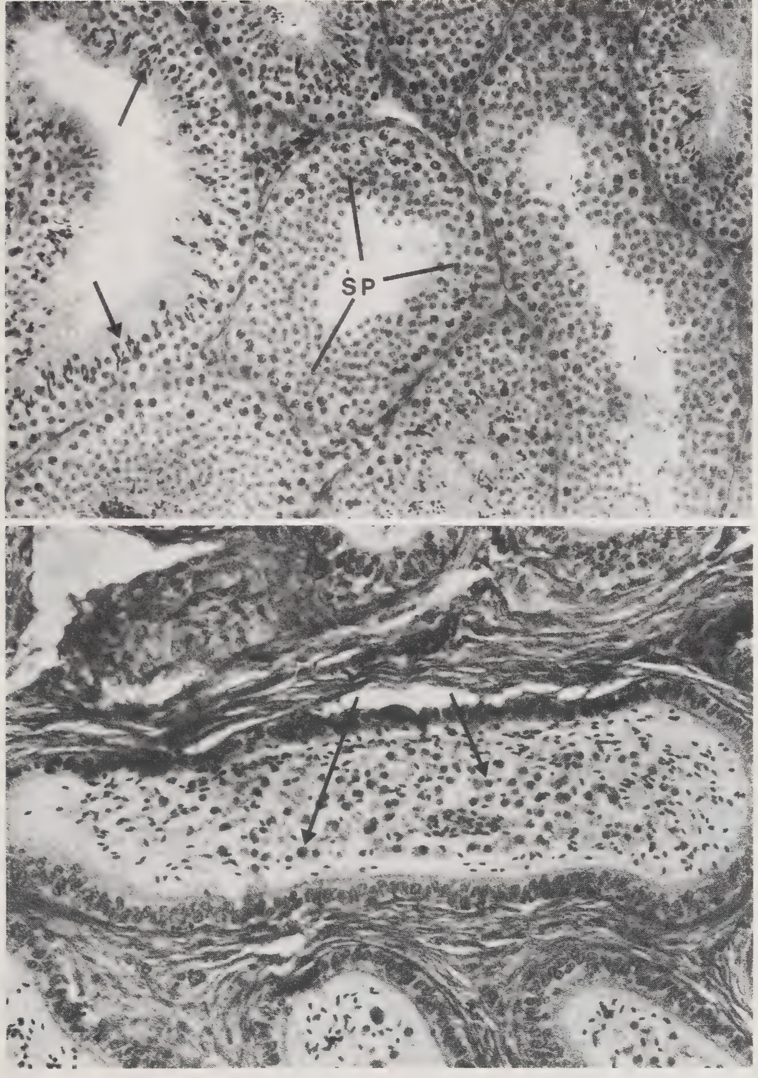


Fig. 4 (above). T. S. testis from a specimen collected in April, showing maturing spermatocytes (SP) and production of spermatids (arrows) (× 180). – *Fig. 5 (below).* T. S. cauda epididymis from a specimen collected in October showing phagocytic cells in the lumina (arrows) (× 250)

In adults, oestrus occurred in late April and early May and copulation, as indicated by the presence of spermatozoa in the female tract and the presence of a vaginal plug, first occurred in May. Spermatozoa were stored in the oviducts, uterotubal junction and uterine horns (Fig. 7, 8) of the females until ovulation and fertilization in August. The gestation was three-and-a-half to four months and parturition occurred throughout December. Only the right unterine horn was functional.

In adults and immatures lactation lasted for about two months and by April all females were postlactant.

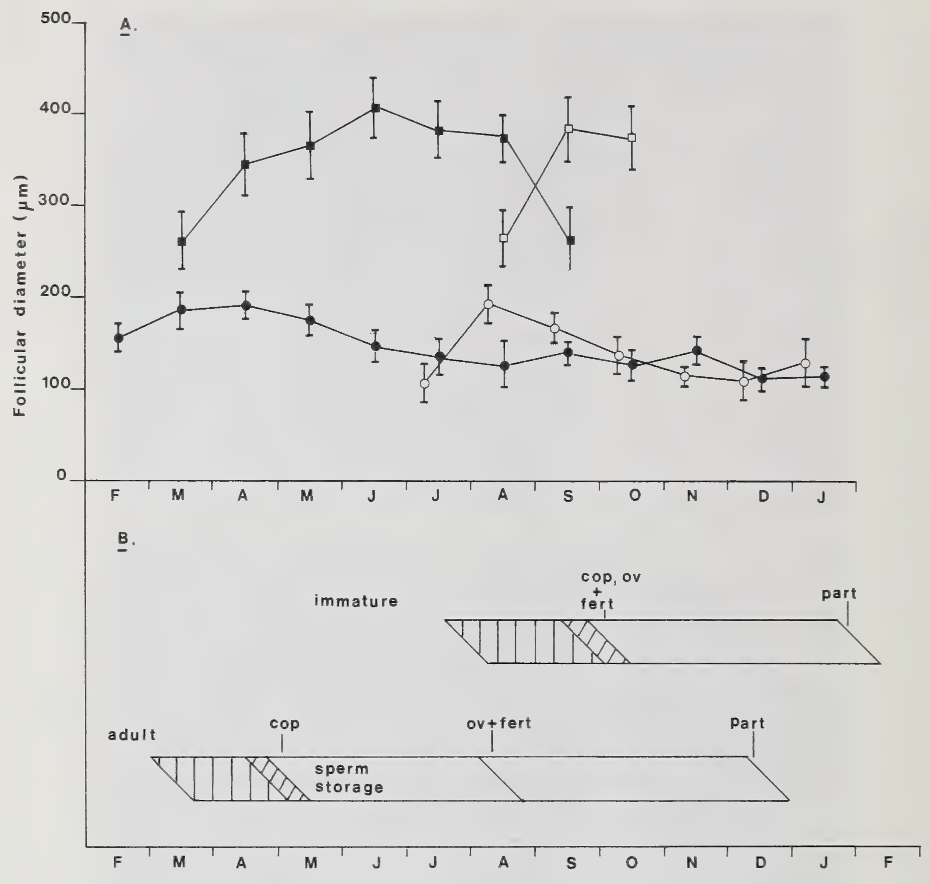


Fig. 6. A: Annual changes in secondary and Graafian follicle diameter (circular symbols indicate mean secondary follicle diameter and square symbols, mean Graafian follicle diameter. Open symbols are for immature and closed symbols for adult specimens); B: Female reproductive cycle for immature and adult specimens. Angled lines at beginning, middle and end of each "box" indicate imperfect synchrony in the various reproductive events. cop = copulation; ov = ovulation; fert = fertillization; part = parturition. [vertical hatching] = proestrus [diagonal hatching] = oestrus

Discussion

The dextral structural and functional asymmetry described in *R. clivosus* falls into the "molossid pattern" described by Wimsatt (1979) and is the most widely encountered type of asymmetry in the Chiroptera. Dextral reproductive asymmetry appears to be a characteristic of the genus *Rhinolophus* and has been described for *R. ferrumequinum* and *R. hipposideros* (Matthews 1937) and *R. rouxi* (Ramakrishna 1950; Gopalakrishna and Ramakrishna 1977).

It is generally accepted that sexual maturity in male members of the genus *Rhinolophus* is attained during the second year. However, Rollinat and Trouessart (1897) and Matthews (1937) for *R. ferrumequinum* and *R. hipposideros* and Ramakrishna (1950) and Gopalakrishna and Ramakrishna (1977) for *R. rouxi* have reported that the females also, become reproductively active in their second year. The findings from the present

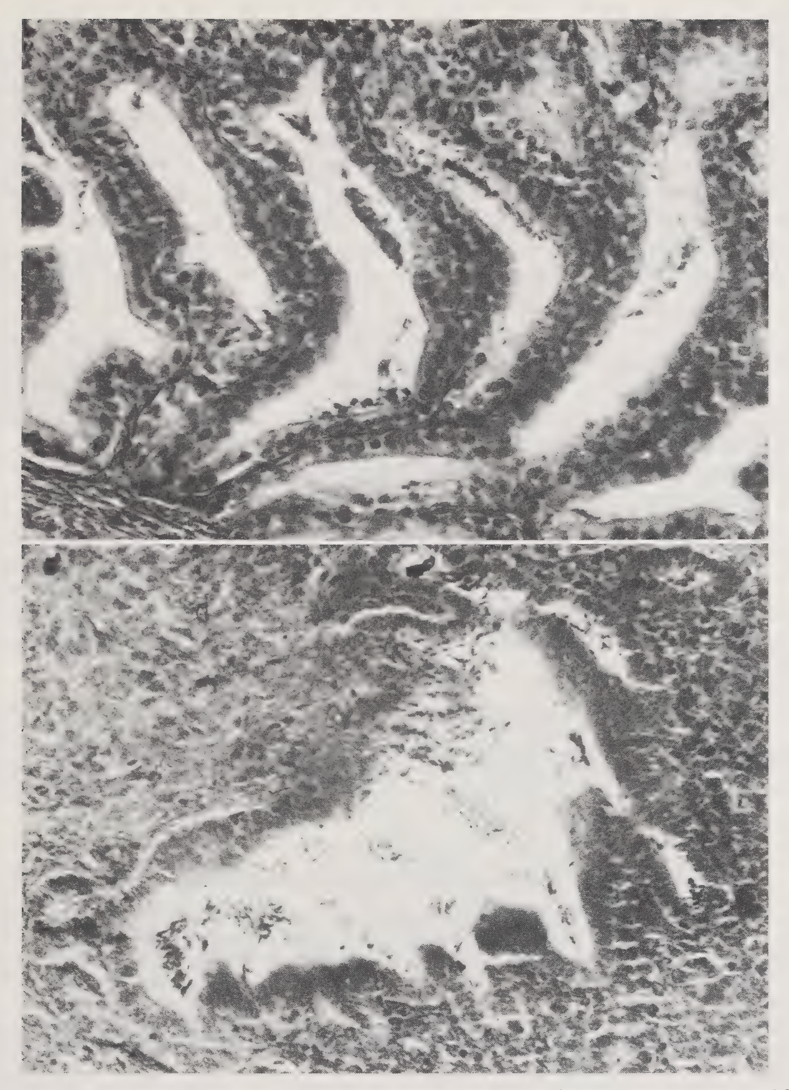


Fig. 7 (above). T. S. oviduct from a specimen collected in June, showing spermatozoa within the lumina (× 310). – *Fig. 8 (below).* T. S. right uterine horn of a specimen collected in July, showing spermatozoa in the lumen and in the necks of the uterine glands (× 420)

study, that female *R. clivosus* reach sexual maturity during their first year, are in accordance with those of GAISLER (1966) who reported that 15 per cent of female *R. hipposideros* were reproductively active during their first year. It is possible that this difference in age of sexual maturity in the species of *Rhinolophus* exists; however, such data should be treated with caution since they are reliant on accurate ageing and in the present study, the accuracy of ageing was estimated at 79 per cent.

The cycles of spermatogenesis and follicular development are similar to those described for north temperate members of this genus (ROLLINAT and TROUESSART 1897; MATTHEWS 1937; DWYER 1966; GAISLER 1966; GUSTAFSON 1979; OXBERRY 1979).

Delayed ovulation and sperm storage (or delayed fertilization) as described for *R.*

clivosus in this study is a characteristic of most hibernating members of this genus (ROLLINAT and TROUESSART 1897; MATTHEWS 1937; RACEY 1975 for *R. ferrumequinum* and *R. hipposideros*; DWYER 1966 for *R. megaphylus*; LAYCOCK 1976 for *R. clivosus*). There is however, one exception, being *R. rouxi* which has a 40 to 45 day period of delayed implantation after copulation (RAMAKRISHNA and RAO 1977).

Reproduction of nonhibernating tropical members of this genus is typically mammalian and *R. clivosus, R. hilderbrandti* and *R. landeri* are monoestrous and monotocous with a gestation of about three months (ANCIAUX DE FAVEAUX 1978). MENZIES (1973) has suggested that there may be a two month period of delayed implantation in *R. landeri* from northern Nigeria. However, his data are inconclusive mainly due to a very small sample size.

The reported duration of sperm storage in the genus *Rhinolophus* varies from about three-and-a-half months in *R. clivosus* (from c. 29° S; present study) to seven to eight months in *R. hipposideros* (from c. 50° N; GAISLER 1966). This variation is probably a latitude related effect with species at higher latitudes experiencing longer winters and therefore requiring longer periods of sperm storage.

It was originally thought that the vaginal plug was the site of sperm storage in the Rhinolophidae (ROLLINAT and TROUESSART 1897; MATTHEWS; 1937). However, it is now generally accepted that the oviducts (RACEY 1975) and uterus (GAISLER 1966) are the storage sites. (The findings of the present study are in accordance with presently held views.) The function of the vaginal plug is now thought to be to promote a monogamous mating system (RACEY 1979). The importance of such a system is easy to understand when one considers that males store spermatozoa, and are therefore capable of fertile copulations, throughout winter.

Acknowledgements

I would like to thank the CSIR, University of Natal and Rhodes University for financial assistance, Professor MEESTER, for comment during the early stages of the work and Mr. R. CROSS for preparing the photomicrographs.

Zusammenfassung

Der Fortpflanzungszyklus von Rhinolophus clivosus (Microchiroptera) in Natal, Südafrika

An Fledermäusen der Art *Rhinolophus clivosus,* die in etwa 14tägigem Abstand im Jahre 1981 gesammelt wurden, wurden Hoden, Ovarien und weiblicher Genitaltrakt histologisch untersucht. Danach kopulieren die erwachsenen Tiere im Mai. Während des anschließenden Winterschlafs wird das Sperma in den Uteri und Ovidukten gespeichert. Ovulation und Befruchtung erfolgen im August, und die Jungen werden im Dezember geboren. Junge Weibchen haben ihren ersten Östrus im Alter von etwa acht Monaten gegen Ende September und bringen ihre Jungen nach einer Tragzeit von 3½ bis 4 Monaten im Januar zur Welt. Die Spermatogenese und die Follikelentwicklung von *Rh. clivosus* entsprechen denen anderer *Rhinolophus*-Arten.

References

ANCIAUX DE FAVEAUX, M. (1978): Chez le chiroptères cevernicoles du Shaba (S–E Zaire) et du Rwanda. Mammalia **40,** 597–613.

DWYER, P. D. (1966): Observations on the eastern horseshoe bat in northeastern New South Wales. Aust. J. Zool. **16,** 49–68.

GAISLER, J. (1966): Reproduction in the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros hipposideros* Bechstein 1800). Bijdr. Dierk. **36,** 45–64.

GOPALAKRISHNA, A.; RAMAKRISHNA, P. A. (1977): Some reproductive anomalies in the Indian rufus horseshoe bat, *Rhinolophus rouxi* (Temminck). Curr. Sci. **46,** 767–770.

GUSTAFSON, A. W. (1979): Male reproductive patterns in hibernating bats. J. Reprod. Fert. **56,** 317–331.

HARRISON, D. L.; CLANCEY, P. A. (1952): Notes on the bats (Microchiroptera) from a cave in the Pietermaritzburg district of Natal. Ann. Natal Mus. **12,** 177–182.

HAYMAN, R. W.; HILL, J. E. (1971): Chiroptera. In: The Mammals of Africa; an identification manual. Ed. by J. MEESTER and H. W. SETZER. Washington D. C.: Smithsonian Institution.

LAYCOCK, P. A. (1976): A study of cave-dwelling Microchiroptera in the Natal Midlands. MSc thesis. University of Natal, South Africa.
MATTHEWS, L. H. (1937): The female sexual cycle in the British horseshoe bats, *Rhinolophus ferrumequinum insulanus* Barrett-Hamilton and *R. hipposideros minutus* Montagu. Trans. Zool. Soc., Lond. **23**, 224–266.
MENZIES, J. I. (1973): A study of leaf-nosed bats (*Hipposideros caffer* and *Rhinolophus landeri*) in a cave in northern Nigeria. J. Mammalogy **54**, 930–945.
OXBERRY, B. A. (1979): Female reproductive patterns in hibernating bats. J. Reprod. Fert. **56**, 359–367.
RACEY, P. A. (1975): The prolonged survival of spermatozoa in bats. In: The Biology of the Male Gamete. Ed. by J. G. DUCKETT and P. A. RACEY. London: Academic Press.
— (1979): The prolonged storage and survival of spermatozoa in Chiroptera. J. Reprod. Fert. **56**, 391–402.
RAMAKRISHNA, P. A. (1950): Some aspects of reproduction in *Rhinolophus rouxi* (Temm.). Proc. Natn. Inst. Sci. India **16**, 360–362.
RAMAKRISHNA, P. A.; RAO, K. V. B. (1977): Reproductive adaptations in the Indian rhinolophid bat, *Rhinolophus rouxi* (Temminck). Curr. Sci. **46**, 270–271.
ROLLINAT, R.; TROUESSART, E. (1897): Sur la reproduction des chauves souris. Mém. Soc. Zool. Fr. **10**, 114–135.
WALKER, E. P. (1975): Mammals of the world. London: The John Hopkins University Press.
WIMSATT, W. A. (1979): Reproductive asymmetry and unilateral pregnancy in Chiroptera. J. Reprod. Fert. **56**, 345–357.

Author's address: Dr. R. T. F. BERNARD, Department of Zoology and Entomology, Rhodes University, Grahamstown 6140, South Africa

Taxonomy of the genus *Gerbillus* (Rodentia: Gerbillinae) with comments on the applications of generic and subgeneric names and an annotated list of species

By D. M. LAY

Department of Anatomy, University of North Carolina, Chapel Hill

Receipt of Ms. 24. 4. 1983

Abstract

The various usages of *Gerbillus, Dipodillus* and *Hendecapleura* as genera or subgenera are reviewed. Data are presented regarding variation in plantar morphology, tooth morphology, the ratio of tail length to head and body length, morphology of the auditory bulla and comparative karyology. These data fail to support any of the several concepts of genera and subgenera presently used in the taxonomy of this rodent group. These data reveal the need for a comprehensive revision and until such is available, it is suggested that rodent species of this group should be placed in a single genus, *Gerbillus,* with no subgenera.

An annotated list with provisional recognition of 62 species is provided. The criteria utilized to determine valid species are given. An appendix lists 113 named forms with citations and type localities.

Introduction

The genus *Gerbillus* includes an assemblage of species that occur in arid and semiarid environments of north and east Africa, Sinai, the Arabian Peninsula, Iran, Afghanistan, Pakistan and India. These rodents constitute a diverse and important component of the mammalian fauna of this large area.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4806-0329 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 329–354

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

To date, 113 taxa have been formally described (cf. Appendix). No comprehensive revision of this genus exists, but various checklists and regional studies are available (Allen 1939; Ellerman 1940; Ellerman and Morrison-Scott 1951; Lay and Nadler 1975; Harrison 1972; Jordan et al. 1974; Petter 1975; Lay et al. 1975; Corbet 1978; Osborn and Helmy 1980; etc.).

The literature abounds with differing opinions regarding species synonymies and the use of generic and subgeneric names in reference to these rodents (vide infra). Much of this confusion is attributable to the trend of reducing the total number of species begun by Ellerman (1940). Allen's (1939) checklist of African mammals recognized 49 species among 63 taxa of *Gerbillus* and *Dipodillus.* Ellerman (1940) listed 37 species among 74 taxa from the entire range (Africa and Asia). Petter (1975) reduced the total number of species among 88 taxa from Africa and part of Arabia to 20.

The following comparison of works on the palaearctic fauna is instructive. Ellerman and Morrison-Scott (1951) regarded 10 species as valid among 49 taxa. Later, Corbet (1978) considered 19 species as valid among the 76 taxa from the same coverage area. The present study tentatively recognizes 62 valid species.

Results and discussion

The combination of subtle morphological differences between species, a relatively large number of species and limited samples for comparative study has made classification of this group difficult. While previous taxonomic schemes have served usefully, it is clear that as new data accumulate, earlier notions regarding definitions of species, genera and subgenera must be reconsidered.

The next four paragraphs provide historical perspective on the use of genera and subgenera. The subgeneric diagnoses of *Dipodillus, Gerbillus* and *Hendecapleura* as originally given by Lataste (1881, 1882b) are provided. These are followed by summaries of the concepts of various later authors on the application of *Gerbillus, Dipodillus* and *Hendecapleura.*

Lataste (1881, 1882b) first used the names *Gerbillus, Dipodillus* and *Hendecapleura* as subgenera of *Gerbillus.* Characters and species that Lataste regarded as typical of each subgenus were the following:

Gerbillus: Five metatarsal tubercles at maximum; well developed auditory bullae of which the posterior parts attain or exceed the level of the occipital bone; first upper molar with opposite cusps; one carpal tubercle; soles of the hind feet hairy; included *G. gerbillus, G. pyramidum, G. hirtipes, G. longicaudus* and two taxa now allocated to *Meriones* and *Desmodillus,* respectively.

Dipodillus: Six metatarsal tubercles; mediocre development of the auditory bullae of which the posterior parts clearly extend caudal to the occipital bone; first upper molar with alternate cusps, cusps of other molars more or less alternate in position; included *G. simoni* and *G. campestris.*

Hendecapleura: one tarsal tubercle; occipital vertically flattened; molar cusps in opposite positions; well developed auditory bullae extending posterior to the occiput; included *G. garamantis, G. nanus, G. bottai, G. quadrimaculatus.* Thomas (1901), de Winton (1901) and Thomas and Trouessart (1903) first used *Dipodillus* subgenerically in reference to all taxa having naked-soled hind feet. However, beginning in 1902 and without explanation Thomas (1902b, 1904, 1908, 1910) and de Winton (1902, 1903) applied *Dipodillus* generically in reference to naked-footed taxa. At the same time hairy-footed species were reported as *Gerbillus* sensu strictu. This use of *Dipodillus* and *Gerbillus* has continued to the present (St. Leger 1931; Allen 1939; Wassif et al. 1969; Osborn and Helmy 1980).

Another view was presented by Ellerman (1940), who recognized a single genus, *Gerbillus,* containing two subgenera: *Gerbillus* for taxa with hairy feet; *Dipodillus* for taxa with naked feet. Ellerman justified this allocation because hairyness of the foot is not used to diagnose genera elsewhere in the Rodentia, intermediate forms exist and the inconstancy of this character in the related genus *Meriones.*

A third concept originated with Petter (1959), who regarded the following characters of *Gerbillus simoni* Lataste to be sufficiently distinct to merit generic recognition as *Dipodillus*: small bullae; tail shorter than head and body length; plantar soles naked; molar tubercles more or less alternate; molars laminated early in development. Schlitter and Setzer (1972), Cockrum et al. (1976a) and Corbet (1978) accepted this scheme and regarded as "short-tailed" the four species they included in *Dipodillus: G. simoni; G. maghrebi; G. kaiseri; G. zakariae.* These authors placed all other forms into the genus *Gerbillus* with two subgenera: *Hendecapleura,* which includes all bare footed species and *Gerbillus,* which contains all hairy-footed species.

To determine which if any of these three schemes reflect systematic relationships, the taxonomic significance of the following criteria must be evaluated: the variability of the plantar surfaces of the feet; the differences in size of the auditory bullae; the ratio of tail length to head and body length; the degree of alternation of the molar tubercles; ontogeny of molar lamellation; any additional characters that may reflect relationships.

The remainder of this discussion and the annotated checklist that follows is based upon my examination of the type specimens of 83 of the 113 taxa of *Gerbillus* (cf. Appendix). It must be emphasized that all conclusions presented here are preliminary and are submitted for future evaluation. Pertinent information, when available, pertaining to taxa, the types of which I have not examined, was taken from the literature. Although this report emphasizes type specimens, I have examined several thousand specimens in the collections of the U. S. National Museum, Washington, D. C., the Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois and the University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, Michigan. Because identifications for many of these specimens are questionable and the nature of this report is preliminary, data from the study of these collections has been utilized only to provide additional background for the discussion of characters that follows.

Nature of plantar soles

Among the 62 species listed below, 32 are naked-soled, 22 are hairy-soled, six are regarded as intermediate and the condition of two is unknown (Tab. 1). Illustrations of the hind feet of 12 species and the fore feet of nine species are available, but no comprehensive study of palmar and plantar anatomy exists (Lataste 1887; Klaptocz 1909; Wassif et al. 1969; Lay and Nadler 1975; Osborn and Helmy 1980). All of the authors that have illustrated plantar surfaces excepting Lay and Nadler (1975) failed to show the metatarsal hairs characteristic of the so-called "naked-footed" or "bare-footed" gerbils. Those authors that consider these traits as indicating generic status have not considered the intermediate forms.

As Ellerman (1940) indicated for the related genus *Meriones,* naked, partially haired or fully haired soles characterize different species (Fig. 1). However, no species has totally naked plantar surfaces (Fig. 1) and the term virtually naked describes the condition more appropriately. Further, no species has the entire plantar surface completely covered with hair, as there is always a small bare spot in the tarsal region. The number of plantar tubercles ranges between one and five, but the number appears to be species specific. All recent workers apparently agree that this group represents a single genus. Whether or not the status of *Meriones* is correct, the significance of plantar surfaces for connoting generic distinction has been applied differently in *Meriones* versus *Gerbillus/Dipodillus.* My observations suggest that variation in the distribution of hair on plantar surfaces in

Gerbillus/Dipodillus is similar to that depicted for *Meriones* in Figure 1. Studies documenting this perception would be useful.

Size of the auditory bulla

The degree of development of the auditory bullae varies inter and intraspecifically in the Gerbillinae (Lay 1972). No comprehensive evaluation of middle ear variation within or

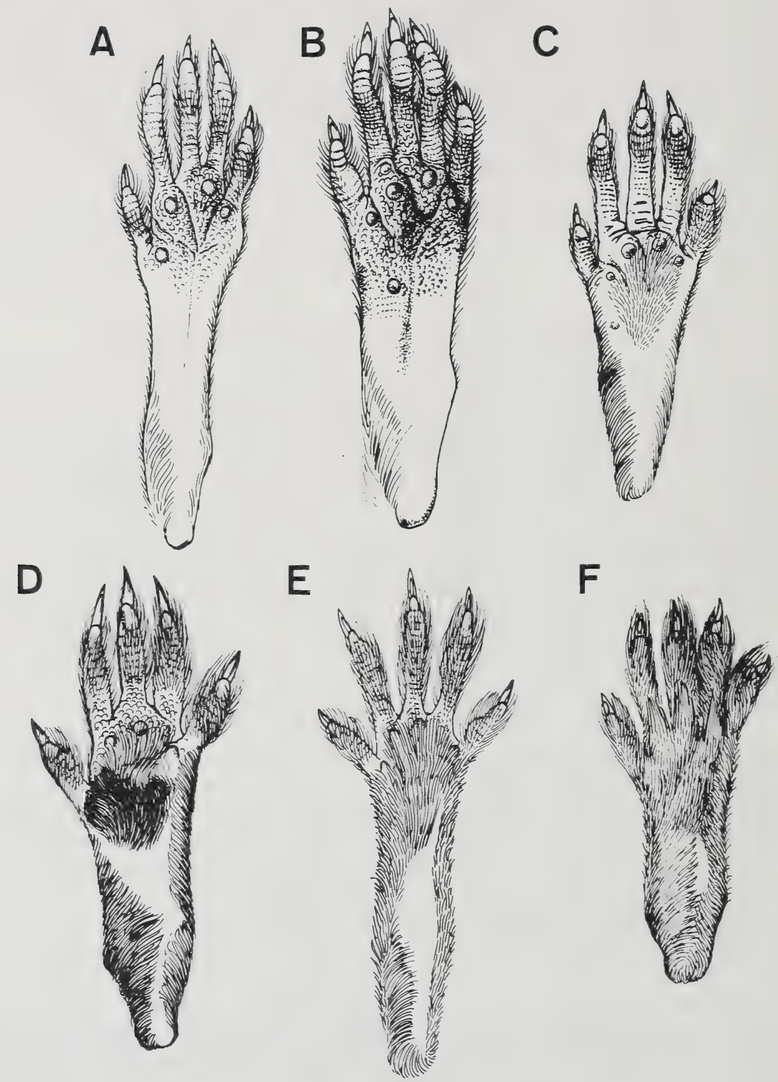


Fig. 1. Plantar surfaces of hind feet of six species of the genus *Meriones* that show the transition from virtually naked soles to nearly fully haired soles. A: *M. persicus;* B: *M. rex;* C: *M. hurrianae;* D: *M. vinogradovi;* E: *M. sacramenti;* F: *M. unguiculatus.* A und B show few hairs in the metatarsal region of the sole and are similar to *G. nanus, G. simoni, G. campestris* and *G. henleyi* all of which have been regarded as *Dipodillus* by various authors (vide infra). C represents an intermediate stage between virtually naked and "fully haired" soles, as in F, and characterizes those species noted as intermediate in table 1. D, E and F are similar in plantar morphology to "hairy-footed" species which have been classified as *Gerbillus*

between species of *Gerbillus* exists, though the data of OSBORN and HELMY (1980) provide a starting point. Anatomy of the gerbilline auditory bullae is complex and the various bullar components reveal different patterns of variation between species. Most references to bullae or bullar size have not carefully defined the structure(s) described and it is difficult to make objective comparisons using such data. For example, the length of the auditory bulla of two species may be nearly identical, while the tympanic and mastoid components may vary independently of total length as between *G. henleyi* and *G. campestris* (Fig. 2). Bullar volume, hence length, also varies significantly among populations of widely distributed species in the related genus, *Meriones* (LAY 1972).

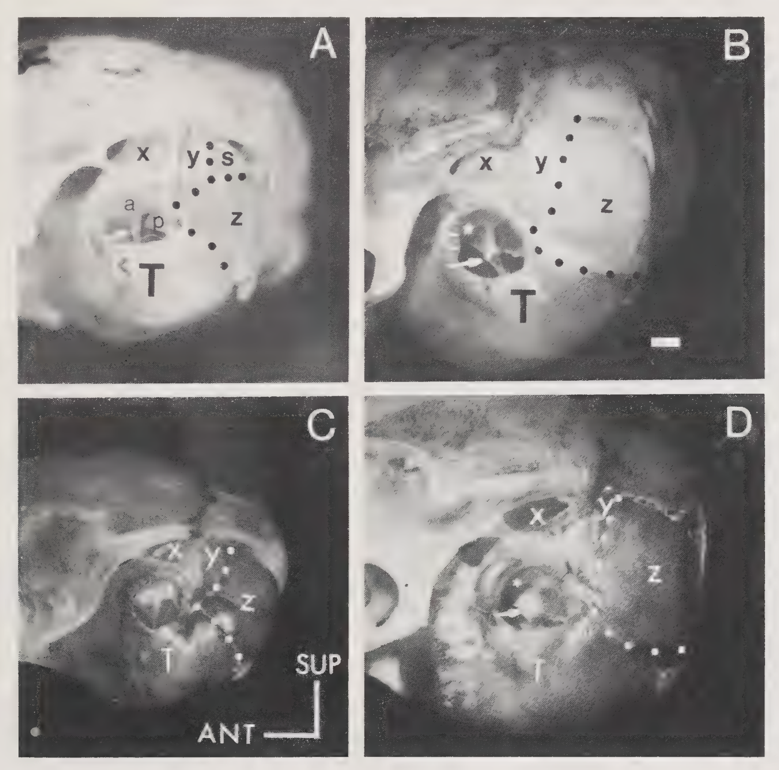


Fig. 2. Lateral views of posterior aspect of cranium showing auditory bullae. Note that an accessory tympanum is absent in A (see bony plate labelled a and p) and present in B, C, and D. Observe that the bodies of the malleus and incus are normally visible when an accessory tympanum is present. A: *Gerbillus campestris* University Michigan Museum of Zoology (UMMZ) no. 122764; B: *G. perpallidus* Field Museum of Natural History (FMNH) no. 79773; C: *G. henleyi* UMMZ no. 118807; D: *G. pyramidum* FMNH no. 74736. Scale for A, B, C and D is identical, the white bar in lower right corner of B equals one millimeter. a = anterior lamina of tympanic bone; l = body of incus; m = body of malleus; p = posterior lamina of tympanic; large white arrow-heads denote proximal end of manubrium of malleus; small white arrows in B mark the rim of the anterior lamina of the tympanic to which the accessory tympanum attaches (compare A and B); the white asterisk in B and D is placed on the anterior process of the malleus, note that this structure cannot be seen in A, X lies within the suprameatal triangle, which contains a portion of the anterior mastoid air cell, compare A, B, C and D and note the different degrees of inflation of this cell within the confines of the triangle; y = marks the portion of the anterior mastoid air cell caudal to the suprameatal triangle; Z = indicates the posterior mastoid air cells, the external boundaries of these cells are marked with black or white dots; s = indicates the subarcuate fossa containing the parafloccular lobe of the cerebellum; T = is placed on the tympanic portion of the auditory bulla; SUP indicates superior, ANT denotes anterior. The accessory tympanum of D is intact and displays a prominent highlight just superior to the large white arrow

Relative tail length

The ratio of tail length to head and body length ranges from .91 to 1.70 for the data examined (Fig. 3, 4). The range of intraspecific variation in tail length is considerable (Fig. 4). When both inter and intraspecific variation are considered there is no dichotomy between long-tailed species and the "short-tailed species" assigned to *Dipodillus* by PETTER (1959), SCHLITTER and SETZER (1972) and COCKRUM et al. (1976).

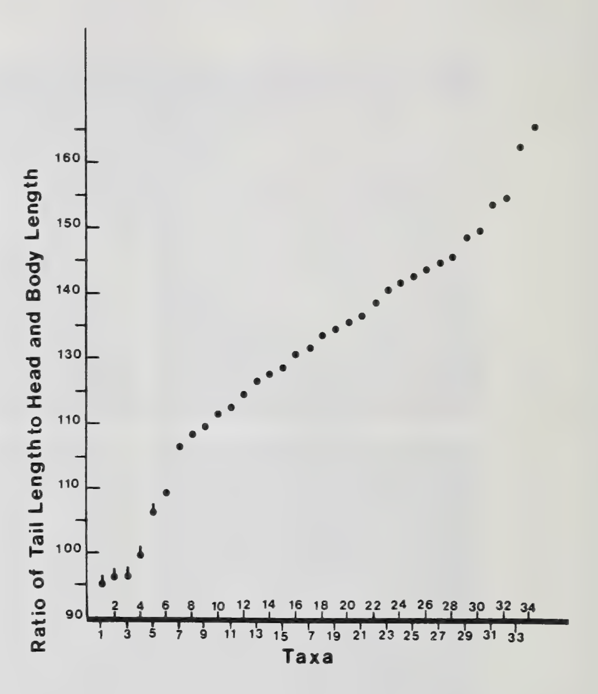


Fig. 3. Graph of the ratio of tail length to head and body length for 34 taxa of *Gerbillus.* 1: *maghrebi,* mean of four males[1]; 2: *maghrebi,* mean of three females[1]; 3: *simoni,* mean of three, Libya[2]; 4: *simoni,* mean of four, Tunisia[2]; 5: *simoni,* mean of 25, Egypt[2]; 6: *nigeriae,* type; 7: *stigmonyx luteolus,* type; 8: *rosalinda, diminutus,* and *campestris rosikae,* types; 9: *jordani,* type; 10: *pulvinatus,* type; 11: *acticola,* type; 12: *amoenus,* mean of 12, Egypt, Faiyum[2]; 13: *dasyrus,* mean of 16, Egypt, Eastern Desert[2]; 14: *campestris haymani, luteus,* and *bonhotei,* types; 15: *henleyi,* mean of 15, Egypt, Western Desert[2]; 16: *campestris dodsoni* type and *dasyurus,* mean of 23, Egypt, Sinai[2]; 17: *percivali* and *riggenbachi,* types; 18: *dunni* and *jamesi,* types; 19: *amoenus,* mean of 17, Egypt, Wadi Natron[2]; 20: *andersoni,* type; 21: *allenbyi, mauretaniae,* and *pulvinatus,* types; 22: *eatoni* and *harwoodi,* types; 23: *campestris wassifi* mean of 51, Egypt[2] and *henleyi,* mean of 8, Egypt, Eastern Desert[2]; 24: *vivax,* composite from type description; 25: *campestris tarabuli,* type; 26: *grobbeni,* type; 27: *juliani* and *rubberrimus,* types; 28: *mariae,* type; 29: *somalicus,* type; 30: *campestris venustus,* mean of 5[2]; 31: *watersi,* mean of two[2]; 32: *mackilligini,* mean of five[2], type; 33: *arabium,* type; 34: *cosensi,* type. Circles with tails mark the taxa regarded as *Dipodillus* by SCHLITTER und SETZER (1972), COCKRUM et al. (1976) and CORBET (1978). – [1] SCHLITTER and SETZER (1972). – [2] OSBORN and HELMY (1980)

Molar tubercle position and ontogeny of lamellation

OSBORN and HELMY (1980) illustrated crown views of upper and lower molars of young and mature individuals of eight *Gerbillus* species including *campestris, dasyurus, simoni, mackilligini, amoenus, henleyi, gerbillus* and *pyramidum.* The molar features regarded by PETTER (1959) as unique to *simoni* are now known to characterize *campestris, dasyurus, mackilligini* and *henleyi,* all of which show cusps in more or less alternating positions on the first upper molar and no or miniscule cuspidation of the third lower molar. LATASTE (1881) early recognized that the molars of *campestris* had cusps in alternate positions. For these reasons the significance of alternating cusps is dubious as a generic character. Among the immature individuals studied, the degree of lamination figured for *simoni* is not uniquely different (OSBORN and HELMY 1980).

Accessory tympanum present or absent

An accessory tympanum situated within the anterior lamina of the tympanic bone, located superior to the eardrum and lateral to the epitympanic recess forms a membraneous extension of the tympanum (Lay 1972). This anatomical feature, readily visible through the external auditory meatus (Fig. 2), is a species specific character, being either present or absent in all individuals (Tab. 1). An accessory tympanum is known to exist in 36 species of which 22 have hairy feet (Tab. 1). Among 32 naked-footed species, 14 exhibit an accessory tympanum (Tab. 1). If genera or subgenera were based upon this characteristic, which is comparable to any used previously, the species groupings obtained are entirely different from any prior arrangement.

Karyotype

The hairy-footed species fall into two groups based on diploid (2N) chromosome number. Eight species display a 2N of 38 to 42 and six species have a 2N in the range of 50 to 74 (Tab. 1). The seven bare-footed species studied have 2Ns ranging from 52 to 60 (Tab. 1). All the bare-footed and six of the hairy-footed species possess a relatively large number of acrocentric chromosomes (28–64). Those hairy-footed species in the 2N 38–42 range have few acrocentric chromosomes (0–8).

Recent studies incorporating karyotypic data (Wassif et al. 1969; Lay 1975; Lay and Nadler 1975) in correlation with morphology suggest that species diversity within *Gerbillus* has been underestimated. Taxonomic lists like those of Ellerman and Morrison-Scott (1951), Petter (1975), and Cockrum et al. (1976b) Corbet (1978) often reflect the general confusion within the secondary literature and provide taxonomic opinions unsupported by data. Simplistic single character analyses like that of Flynn (1982) must not be construed as indicating generic relationships. Systematics of *Gerbillus* sensu latu at the generic, subgeneric and specific levels requires comprehensive revision

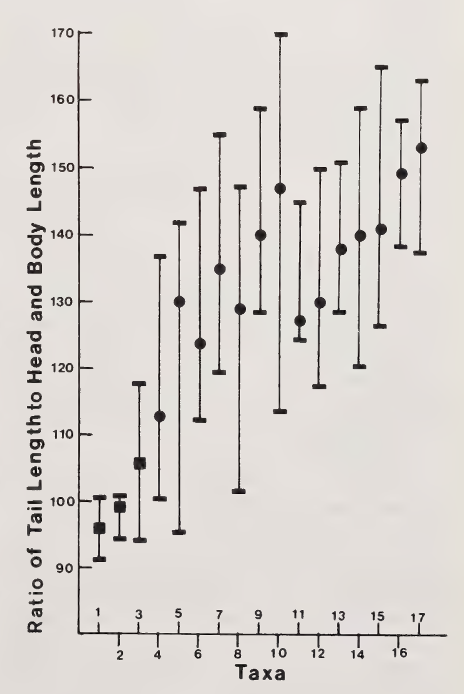


Fig. 4. Mean and extremes of the ratio of tail length to head and body length for 17 taxa of naked-soled *Gerbillus*, 1: *simoni*, n = 3, Libya[1]; 2: *simoni*, n = 4, Tunisia[1]; 3: *simoni*, n = 25, Egypt[2]; 4: *poecilops*, n = 15, Saudi Arabia[3]; 5: *mesopotamiae*, n = 21, Iraq[3]; 6: *amoenus*, n = 12, Egypt, Faiyum[2]; 7: *amoenus*, n = 17, Egypt, Wadi Natroom and Bir Victoria[2]; 8: *henleyi*, n = 15, Egypt, Western Desert[2]; 9: *henleyi*, n = 8, Egypt, Eastern Desert[2]; 10: *henleyi*, n = 12, Saudi Arabia[3]; 11: *campestris haymani*, n = 21, Egypt[2]; 12: *campestris dodsoni*, n = 8, Egypt[2]; 13: *campestris brunnesceus*, n = 7, Egypt[2]; 14: *campestris wassifi*, n = 51, Egypt[2]; 15: *campestris patrizzi*, n = 9, Egypt[2]; 16: *campestris venustus*, n = 5, Egypt[2]; 17: *famulus*, n = 12, Saudi Arabia[3]. 1, 2, 3 taxa placed in *Dipodillus* by Schlitter and Setzer (1972), Cockrum et al. (1976) and Corbet (1978). – [1] Schlitter and Setzer (1972). – [2] Osborn and Helmy (1980). – [3] Harrison (1972)

Table 1

Species	Hind foot plantar surface			Assessory tympanum			Diploid chromosomal number	Number of acrocentric chromosomes (– indicates no data)
	hairy	intermediate	naked	present (P)	absent (A)	condition unknown (?)		
acticola		*		P			–	–
agag	*			P			–	–
allenbyi	*			P			40	0
amoenus			*	P			52	42/43
andersoni	*			P			40	0
aquilus	*			P			38	0
bilensis	*					?	–	–
bonhotei	*			P			–	–
bottai			*			?	–	–
brockmani			*	P			–	–
campestris			*		A		56(57/58)	44(46/48)
cheesmani	*			P			38	2
cosensi		*				?	–	–
dalloni	*					?	–	–
dasyurus			*		A		60	52
diminutus			*		A		–	–
dongolanus			*			?	–	–
dunni	*					?	–	–
famulus			*	P			–	–
floweri	*			P			–	–
garamantis			*			?	54	?40
gerbillus	*			P			42/43	8
gleadowi	*			P			50/51	28
grobbeni			*			?	–	–
harwoodi			*		A		–	–
henleyi			*	P			52	42
hesperinus	*			P			58	34
hirtipes	*			P			–	–
hoogstraali	*			P			72	64
jamesi			*		A		–	–
juliani			*	P			–	–
latastei	*			P			74	44 to 52
lowei			*		A		–	–
mackilligini			*		A		–	–
maghrebi			*		A		–	–
mauretaniae		*				?	–	–
mesopotamiae			*		A		–	–
muriculus			*	P			–	–
nancillus		*		P			–	–
nanus			*	P			52	42
nigeriae		*		P			62 to 68	32 to 38
occiduus	*			P			40	0
percivali			*		A		–	–
perpallidus	*			P			40	4
poecilops			*	P			–	–
principulus			*	P			–	–
pulvinatus		*		P			62	40
pusillus			*			?	–	–
pyramidum	*			P			38	0
quadrimaculatus			*			?	–	–
riggenbachi	*			P			–	–
rosalinda	*			P			–	–
ruberrimus			*		A		–	–
simoni			*	P			60	50/52
somalicus			*		A		–	–
stigmonyx			*	P			–	–
syrticus			*			?	–	–
tarabuli	*			P			–	–
vivax			*	P			–	–
watersi			*	P			–	–
sp. unident Sinai and Gaza Strip	*			P			50–66	24/56

taking into account those characters discussed above and any others that may indicate relationships.

Until this group is carefully re-evaluated in entirety, it seems prudent to recognize a single genus, *Gerbillus,* and no subgenera. I have compiled an annotated list of species of *Gerbillus.* Taxa placed in synonymy without supporting evidence by earlier authors or taxa for which differing opinions exist in the literature concerning synonymy are retained as valid species. It must be emphasized that this account is provisional and is presented here, with comments, as an alternative to existing schemes and to stimulate additional research on the systematics and evolution of this group.

Gerbillus Desmarest, 1804. Nouv. Dict. Hist. Nat. **24,** Tabl, Meth., p. 22.
Diagnosis: Small to medium sized members of the subfamily Gerbillinae (adult head and body length usually 60–135 mm), with tail usually longer than or subequal to head and body length. Cheek teeth rooted and cuspidate, not prismatic. Mastoid portion of auditory bullae inflated with at least three chambers: anterior; posterior superior; and posterior inferior. Posterior superior mastoid always separated from anterior mastoid by a bony partition.
Distribution: North Africa from Sahel to Mediterranean coast, Ethiopia, Somalia, arid areas of Kenya and Uganda, Arabian peninsula, Iran east to Indian Desert.
Comment: Morphological differences between closely related species of *Gerbillus* are often subtle but none the less consistent (Lay and Nadler 1969; Lay 1975). Virtually all of the taxonomic literature on *Gerbillus* sensu latu has relied upon traditional skull and body measurements, an approach which has produced little agreement and much confusion. Resolution of these difficulties is more likely when karyotype, middle ear anatomy and details of plantar anatomy are included with traditional measurements and analysed quantitatively.

Gerbillus acticola Thomas, 1918. Ann. Mag. Nat. His. ser. 9, **2:** 147.
Type locality: Somalia: Berbera.
Distribution: Somalia.
Comment: Petter (1975) placed *G. acticola* in synonomy with *G. pyramidum* without comment, but the nearest documented occurrence of *G. pyramidum* is over 1300 kilometers distant in Sudan. This species should be regarded as distinct pending revision and karyotypic analysis.

Gerbillus agag Thomas, 1903. Proc. Zool. Soc. London, **1903:** 296.
Type locality: Sudan: W. Kordofan; Agageh Wells.
Distribution: Sudan.
Included forms: Petter (1975) included *G. dalloni* and *G. nigeriae* without comment and *G. coseni,* noting that it may be valid. Kock (1978) included *G. sudanensis, G. rosalinda* and *G. nigeriae* based on hindfoot length and characteristics of plantar hair. Refer to account of *G. gerbillus* for comments on *G. sudanesis.*
Comment: It is impossible to define the morphological limits of *G. agag* with the data presented by either Petter (1975) or Kock (1978) and *G. agag* should be treated as valid and monotypic pending revision.

Gerbillus allenbyi Thomas, 1918. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 9, **2:** 146.
Type locality: Israel: Rehoboth.
Distribution: Coastal dunes of Israel from north of Gaza to near Haifa (Zahavi and Wahrman 1957).
Comment: Considered by Harrison (1972) as distinct. Placed in synonymy under *G. andersoni* by Cockrum et al. (1976). *G. andersoni* and *G. allenbyi* are allopatrically distributed. Should be regarded as valid pending comprehensive revision (cf. Comment under *G. andersoni*).

Gerbillus amoenus de Winton, 1902. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 7, **9:** 46.
Type locality: Egypt: Giza Province.
Distribution: Egypt and Libya, possibly across Tunisia and Algeria to Mauritania.
Comment: Ellerman and Morrison-Scott (1951) placed *G. amoenus* in synonomy under *G. dasyurus*. Petter (1975) listed it as a synonym of *G. campestris* but commented that it may be valid. Corbet (1978) placed it in *G. nanus*. Wassif et al. (1969) and Osborn and Helmy (1980) treated *G. amoenus* as a valid species.

The presence of an accessory tympanum allows ready distinction from *G. campestris* and *G. dasyurus*, which lack this feature. Direct comparisons with *G. nanus* are necessary to clarify the relationships between these two forms (2N = 52).

Gerbillus andersoni De Winton, 1902. Ann. Mag. Hist. ser. 7, **9:** 45.
Type locality: Egypt: Mandara.
Distribution: Northern Egypt and possibly Israel, Sinai, Libya and Tunisia.
Included forms: Cockrum et al. (1976a) regarded both *G. eatoni* and *G. allenbyi* as synonyms of *G. andersoni*. Osborn and Helmy (1980) included *G. eatoni* and *G. bonhotei* as synonyms.
Comment: Wassif et al. (1969) and Lay et al. (1975) described karyotypes of *G. andersoni* as having a diploid number (2N) of 40, with all elements either metacentric or submetacentric. All specimens studied came from three localities near Alexandria. Cockrum et al. (1976a) stated that specimens from Tunisia possessed a karyotype similar if not identical, to those reported from Egypt. The Tunisia karyotype was not illustrated. It should be noted that a 2N = 40 with all biarmed elements has been described for *G. occiduus* from Morocco (Lay 1975) and that this karyotype is distinct from that of *G. andersoni*. Wassif et al. (1969) and Lay et al. (1975) commented on karyological similarities between *G. andersoni* and *G. allenbyi* from Israel.

Cockrum et al. (1976a) considered the chromosomal similarities of the Tunisia, Egypt and Israel 2N = 40 populations to suggest conspecificity. These authors compared the type specimens of *G. andersoni*, *G. eatoni* and *G. allenbyi* and concluded "that all are, in fact, conspecific and that differences among them are of the magnitude normally used to designate subspecies". No convincing data were presented in support of this conclusion. Furthermore, as noted by Cockrum et al. (1976a), a rather large hiatus exists between the Tunisian and Egyptian samples. The Libyan population (see Ranck 1968: 94) and the Egyptian population of *G. andersoni inflatus*, mapped by Osborn and Helmy (1980: 120) have not been karyotyped.

Available evidence does not substantiate the conspecificity of these forms. It presently seems prudent to retain *G. allenbyi* and *G. andersoni* as species and recognize that *G. eatoni* is probably a synonym of *G. andersoni*. The Tunisian form, *G. andersoni blanci*, should be tentatively included in *G. andersoni*.

Wahrman and Gourevitz (1972) reported karyotypic variation in *Gerbillus* sp. in the sand dunes from Tel Aviv to south of Gaza of 2N = 51, 52, 53, 54, 55, 56, 59, 61, 64, 65, and 66. The southern part of this area lies near the type locality of *G. bonhotei*. Osborn and Helmy (1980) placed *G. bonhotei* in synonomy under *G. andersoni*. Until this situation is clarified, it seems best to consider *G. bonhotei* valid.

The report of *G. andersoni* from Jordan by Harrison (1972) requires corroboration.

Gerbillus aquilus Schlitter and Setzer, 1973. Proc. Biol. Soc. Washington, 86: 167.
Type locality: Iran: 60 km W of Kerman.
Distribution: S. E. Iran, W. Pakistan, S. Afghanistan.
Included forms: *G. cheesmani subsolanus* Schlitter and Setzer, 1973.
Comment: This species was described as a race of *G. cheesmani*. Lay and Nadler (1975) presented evidence indicating that *G. aquilus* should be regarded as a valid species.

Gerbillus bilensis Frick, 1914. Ann. Carnegie Mus. **9:** 12.
Type locality: Ethiopia: near Bilen.
Distribution: Type locality only.
Comment: PETTER (1975) placed *G. bilensis* in synonomy with *G. pulvinatus* without comment. Inasmuch as these two forms were described from opposite ends of the rift valley in Ethiopia that are separated by at least 700 km and because they have not been critically compared, *G. bilensis* should be regarded as distinct pending revision.

Gerbillus bonhotei Thomas, 1919. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 9, **3:** 560.
Type locality: Egypt: Khabra-abu-Guzoor, southeast of El Arish.
Distribution: Type locality only.
Comment: Status discussed in comments under *G. andersoni.* Should recognized as valid pending revision.

Gerbillus bottai Lataste, 1887. Le Naturaliste, **4** (5): 36.
Type locality: Sudan: Sennar.
Distribution: Sudan; Kenya.
Included forms: Includes *G. harwoodi* and *G. luteolus* according to KOCK (1978).
Comment: PETTER (1975) regarded *G. bottai* and *G. harwoodi* as distinct species and included *G. luteolus* in *G. campestris.* The type of *G. harwoodi* has no accessory tympanum, the type of *G. stigmonyx luteolus* has an accessory tympanum. Unfortunately I have not studied the type of *G. bottai,* but because of the middle ear characters one of the two forms listed by KOCK (1978) cannot be synonymous, perhaps neither are. This species should be regarded as valid and monotypic pending revision.

Gerbillus burtoni F. Cuvier, 1838. Trans. Zool. Soc. London **2:** 145, pl. 25.
Type locality: Sudan: Dharfur.
Comment: ALLEN (1939), ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951) and CORBET (1978) treated *G. burtoni* as a synonym of *G. pyramidum.* CUVIER's figures show relatively long and distinctively short posterior palatine foramina for *G. burtoni* (pl. 23) and *G. pyramidum* (pl. 25), respectively. These illustrations also suggest differences in the anatomy of the auditory bullae, mandible and zygomatic plates between these two forms. Therefore, *G. burtoni* is retained as a valid species.

Gerbillus brockmani Thomas, 1910, Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 8, **5:** 420.
Type locality: Somalia: Burao, 85 mi. S of Berbera.
Distribution: Somalia.
Comments: Placed without comment in synonymy with *G. nanus* by PETTER (1975). Because there is no evidence indicating that *G. nanus* occurs anywhere remotely near Somaliland, *G. brockmani* should be regarded as distinct pending revision.

Gerbillus campestris Loche, 1867. Expl. Sci. Alg. Zool. Mamm., p. 106. (cf. COCKRUM and SETZER **1976:** 643).
Type locality: Algeria: Constantine Prov.; Philipeville.
Distribution: North Africa, from Morocco to Egypt and Sudan.
Included forms: See Table 2.
Comment: Opinions concerning synonyms vary widely and most fail to provide supporting evidence (cf. Tab. 2). *G. campestris* lacks an accessory tympanum and has a 2N = 56 in Egypt, Tunisia, and Algeria (WASSIF et al. 1969; JORDAN et al. 1974; MATTHEY 1952). Samples from Morocco also have 2N = 56 virtually identical to that reported above, but variation (2N = 57, 2N = 58) has been described from one locality (LAY et al. 1975).

Information available does not support or is equivacable for the inclusion of *G. amoenus, G. hilda, G. jamesi, G. lowei,* and *G. stigmonyx* as synonyms of *G. campestris.*

ALLEN (1939), ELLERMAN (1941) and ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951) list *G. gerbii* Loche, *G. minutus* Loche and *G. deserti* Loche as synonyms of *G. campestris.*

It is impossible to positively identify these forms from Loche's descriptions. Cockrum and Setzer (1976) stated that *G. gerbii* is a nomen nudum, that *G. deserti* probably is based on a specimen of *Mus musculus* and that *G. minutus* Loche 1857 was not a description but a misidentification and should be dropped. Later (Loche 1867) formally described the same specimen as *Psammomys minutus.* Cockrum and Setzer (1976) indicated that this form was probably *G. campestris* but it is unidentifiable on the basis of the original description. Until such time as the type specimens are located and compared *G. deserti* and *Psammomys minutus* should be regarded as incertae sedis.

G. quadrimaculatus Lataste, 1882 is virtually impossible to identify from the original description and should be regarded as incertae sedis and not a synonym of *G. campestris. G. quadrimaculatus* Bodenheimer, 1935 is a nomen nudum and may have been employed in reference to specimens of *G. nanus* from Wadi Hof, Israel.

Table 2

Forms regarded as synonyms of *G. campestris* in three checklists

	Ellerman and Morrison-Scott (1951)	Petter (1975)	Corbet (1978)		Ellerman and Morrison-Scott (1951)	Petter (1975)	Corbet (1978)
amoenus		*		*minutus*	*	*	*
brunnescens			*	*patrizii*		*	*
cinnamomeus	*	*	*	*quadrimaculatus*		*	
deserti	*	*	*	*riparius*	*	*	*
dodsoni	*	*	*	*rozsikae*	*	*	*
gerbii	*	*	*	*somalicus*		*	
haymani		*	*	*stigmonyx*		*	
hilda		*	*	*venustus*		*	
jamesi			*	*wassifi*		*	*
lowei		*					

Gerbillus cheesmani Thomas, 1919. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **26**: 748.
Type locality: Iraq: Lower Euphrates, near Basra.
Distribution: S. W. Iran; Iraq; Saudi Arabia; Oman; N. Yemen; S. Yemen.
Included forms: *G. arduus,* see Harrison (1972); *G. cheesmani maritimus* in Sanborn and Hoogstraal (1953).
Comment: Formerly included *G. cheesmani aquilus* and *G. cheesmani subsolanus* see Lay and Nadler (1975). Petter (1975) placed *G. cheesmani* in *G. gerbillus* without comment. Harrison (1972) regarded *G. cheesmani* as distinct and Lay and Nadler (1975) provided evidence corroborating Harrison's treatment.

Gerbillus cosensi Dollman, 1914. Abstr. Proc. Zool. Soc. London **1914:** 311.
Type locality: Kenya: Kozibiri River, Ngamatak, Turkwel River.
Distribution: Known only from type locality.
Comment: Placed in synonomy under *G. agag* by Petter (1975) with note that it "could be a valid species". Should be regarded as valid species pending revision. The original description places this species in northern Kenya and not Sudan as indicated by Petter (1975).

Gerbillus dalloni Heim de Balsac, 1936. Mem. Acad. Sci. de l'Inst. de France. ser. 2, **62:** 43 (Mem. no. 1), text F. 1.
Type locality: Tchad: Tibesti region.
Distribution: Known only from type locality.
Comment: Petter (1975) included this species under *G. agag* without comment, but the type localities are separated by more than 2300 km. Should be regarded as a valid species pending revision.

Gerbillus dasyurus Wagner, 1842. Arch. Nat. **8** (1): 20.
Type locality: Sinai.
Distribution: Western Iraq to Israel and Sinai; Arabian Peninsula.
Included forms: *Dipodillus dasyuroides* cf. ELLERMAN (1941); *Gerbillus dasyurus gallagheri,* and *G. dasyurus palmyrae* cf. HARRISON (1972). HARRISON also included *G. lixa,* but noted that the type is a young specimen and that this allocation was provisional.
Comment: Has been confused with sympatric *G. nanus* (ELLERMAN and MORRISON-SCOTT 1951) and *G. mesopotamiae* (HARRISON 1956). The accessory tympanum which is absent in *G. dasyurus* and present in *G. nanus* greatly aids identification (LAY and NADLER 1975). A diploid karyotype of 60 has been reported for *G. dasyurus* (LAY et al. 1975) while *G. nanus* has a 2N = 52 (vide infra). Valied species.

I noted that the type specimen of *G. lixa* possessed an accessory tympanum, has bare soled hind feet and was a young animal, perhaps one half grown. These observations rule out any possible relationship with *G. dasyurus.*

Gerbillus diminutus Dollmann, 1911. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 8, **7:** 520.
Type locality: Kenya: Nyama Nyango, Guaso Nyiro.
Distribution: Kenya.
Comment: Included without comment in *G. pusillus* by PETTER (1975). Should be regarded as distinct pending revision.

Gerbillus dongolanus Heuglin, 1877. Reise in Nordost-Afrika **2:** 79.
Type locality: Sudan: Dongola.
Distribution: Known only from the type locality.
Comment: ELLERMAN (1941) placed this species in synonomy with *G. pyramidum,* a decision followed by SETZER (1956) and PETTER (1975). None of these authors discussed evidence for this decision, nor mentioned examination of the type specimen. The type locality of *G. dongolanus* lies about 320 km up the Nile from the nearest egyptian locality reported by OSBORN and HELMY (1980). In the absence of definitive evidence to the contrary, this species should be regarded as valid pending revision.

Gerbillus dunni Thomas, 1904. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, **14:** 101.
Type locality: Somalia: Gerlogobi.
Distribution: Ethiopia, Somalia, Djibouti.
Comment: COCKRUM (1977) stated that it may be conspecific with *G. latastei* but provided no supporting evidence. The range of *G. latastei* sensu COCKRUM (1977) lies more than 4000 km distant from the range of *G. dunni.* This form should be regarded as distinct pending revision.

Gerbillus famulus Yerbury and Thomas, 1895. Proc. Zool. Soc. London **1895:** 551.
Type locality: South Yemen: Aden, Lehej.
Distribution: South Yemen, and North Yemen.
Comment: Included in *G. nanus* without comment by PETTER (1975). Considered a distinct species by HARRISON (1972) and CORBET (1978). Probably is valid.

Gerbillus floweri Thomas, 1919. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 9, **3:** 559.
Type locality: Egypt: Sinai; S of El Arish.
Distribution: Known only from type locality.
Comment: Placed in *G. pyramidum* by ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951), HARRISON (1972) and OSBORN and HELMY (1980). Refer to comment in *G. pyramidum* account.

Gerbillus garamantis Lataste, 1881. Le Naturaliste **3:** 507.
Type locality: Algeria: Ouargla; Sidi Roueld.
Distribution: Algeria.
Comment: Included without comment in *G. nanus* by ELLERMAN and MORRISON-

Scott (1951) and St. Girons and Petter (1965). Matthey (1954b) reported at 2N = 54 karyoype for specimens identified as this species but without locality. Specimens of *G. nanus* from Morocco, Tunisia, Israel, Iran and Pakistan have a 2N = 52. This species should be recognized provisionally pending confirmation and clarification of Matthey's results.

Gerbillus gerbillus Olivier, 1801. Bull. Sci. Phil. Paris **2:** 121.
Type locality: Egypt: Giza Province.
Distribution: Israel to Morocco.
Included forms: The reader is referred to Ellerman (1941), Petter (1975); Corbet (1978).
Comment: Readily distinguishable on karyotype of 2N = 42 in females and 43 in males for specimens from Sinai, Egypt, Tunisia and Morocco (Wassif et al. 1969; Jordan et al. 1974; Lay et al. 1975). No comprehensive study of variation in this widely distributed species is available and opinions concerning synonyms are diverse (e.g., Ellerman 1941; Petter 1975; Lay and Nadler 1975; Kock 1978; Corbet 1978; Ranck 1968). Revision necessary.

Gerbillus gleadowi Murray, 1886. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 5, **17:** 246.
Type locality: Pakistan, Upper Sind; Rohri Dist., Mirpur-Drahrki Taluka, 15 miles SW of Rehti, Beruto.
Distribution: N. W. India, sand dunes along Indus Valley of Pakistan.
Comment: Formely included in *G. gerbillus* by Petter (1975) with comment that it may be valid. Lay and Nadler (1975) presented karyological and morphological data indicating that *G. gleadowi* is valid.

Gerbillus grobbeni Klaptocz, 1909. Zool. Jahrbücher, Syst. **27:** 252.
Type locality: Libya: Cyrenaica; Dernah.
Distribution: Type locality only.
Comment: Both Petter (1975) and Corbet (1978) listed this from under *G. nanus.* Ranck (1968) retained it as valid until future study can clarify its status and I agree with this decision.

Gerbillus harwoodi Thomas, 1901. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, **8:** 275.
Type locality: Kenya: Lake Naivasha.
Distribution: Kenya.
Included Forms: Allen (1939) included *Dipodillus luteus* Dollman.

Gerbillus henleyi De Winton, 1903. Novit. Zool. **10:** 284.
Type locality: Egypt: Wadi Natron; Zaghig.
Distribution: Algeria to Israel and Jordan; North Yemen; Oman.
Included forms: Included *G. mariae, G. jordani* and *G. henleyi makrami* (Ellerman and Morrison-Scott 1951; Osborn and Helmy 1980).

Gerbillus hesperinus Cabrera, 1936. Bol. Real. Soc. Esp. Hist. Nat. p. 365.
Type locality: Morocco: Mogador (= Essouira).
Distribution: Coastal Morocco north of Middle Atlas Mountains.
Comments: See Lay (1975) and Benazzou and Genest-Villard (1980) for review. 2N = 58.

Gerbillus hirtipes Lataste, 1881. Le Naturaliste vol. **3:** 506.
Type locality: Algeria: Ba-Medile near Ouargla.
Distribution: Algeria and Tunisia.
Comment: Placed in *G. pyramidum* by Ellerman and Morrison-Scott (1951) without comment. Synonomized with *G. gerbillus* by Cockrum (1976). May represent *G. gerbillus* but should be regarded as distinct pending revision and analysis of variation in *G. gerbillus.*

Gerbillus hoogstraali Lay, 1975. Fieldiana Zool. **65:** 90.
Type locality: Morocco: 7 km S. Taroudannt.
Distribution: Known only from the type locality.
Comment: See Lay (1975) for review. 2N = 72.

Gerbillus jamesi Harrison, 1967. Mammalia **31** (3): 383.
Type locality: Tunisia: between Bou Ficha and Enfidaville.
Distribution: Tunisia.
Comment: Petter (1975) considered *G. jamesi* as distinct; Corbet (1978) included *G. jamesi* in *G. campestris* without comment. Harrison's (1967) description, figures and comparisons convince me that *G. jamesi* is valid. Nevertheless, future work should carefully evaluate this form and its relationships.

Gerbillus juliani St. Leger, 1935. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 10, **15:** 669.
Type locality: Somalia: Bulhar.
Distribution: Somalia.
Comment: Included in *G. watersi* without comment by Petter (1975). Should be regarded as valid pending revision.

Gerbillus latastei Thomas and Trouessart, 1903. Bull. Soc. Zool. France **28:** 172.
Type locality: Tunisia: Kebili.
Included forms: *? G. pyramidum aureus,* ? *G. pyramidum favillus* and *G. aureus nalutensis.*
Distribution: Tunisia to Libya, possibly Algeria.
Comment: Cockrum (1977) indicated that specimens from Tunisia, characterized by 2N = 74 are identifiable as *G. latastei* and that *G. aureus* Setzer (sensu Ranck 1968) is synonymous. I suspect that this may be correct, however it is difficult to identify *G. latastei* from the data provided other than the distinctive karyotype. Cockrum's opinion must be supported by carefull documentation before it can be accepted. The listing without comment of *G. bonhotei, G. dunni, G. perpallidus, G. riggenbachi* and *G. rosalinda* as possible synonyms promotes confusion. When Cockrum's paper was published Wassif et al. (1969) and Lay et al. (1975) had shown that *G. perpallidus* was distinct from *G. latastei* (sensu Cockrum) on the basis of karyotypic differences. Petter (1975) considered both *G. aureus* and *G. latastei* as synonyms of *G. pyramidum* while Corbet (1978) regarded *G. latastei* as a synonym of *G. gerbillus* and *G. aureus* as specifically distinct. These opinions are difficult to reconcile with existing data. Careful documentation of these forms is required to determine specific identifications. *G. latastei* should be considered valid and monotypic pending revision.

Gerbillus lowei Thomas and Hinton, 1923. Proc. Zool. Soc. London, p. 261.
Type locality: Sudan: Jebel Marra.
Distribution: Known only from type locality.
Comment: Included in *G. campestris* without comment by Petter (1975). Should be regarded as distinct pending revision.

Gerbillus mackilligini Thomas, 1904. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, **14:** 158.
Type locality: Egypt: Wadi Alagai; eastern desert of Nubia.
Distribution: Eastern desert of Southern Egypt and probably adjacent Sudan.
Comment: This is a valid species according to Osborn and Helmy (1980). Ellerman and Morrison-Scott (1951), Petter (1975) and Corbet (1978) each placed it in *G. nanus,* although Petter commented that it may be valid.

Gerbillus maghrebi Schlitter and Setzer, 1972. Proc. Biol. Soc. Washington **84:** 387.
Type locality: Morocco: Fes Province; 15 km WSW Taounate. (The original description incorrectly gave the longitude as 40° 48′. The correct longitude is 4° 48′ W.)
Distribution: Known only from type locality.

Comment: Valid species. The absence of an accessory tympanum convinces me that this species is not closely related to *G. simoni*, as proposed by SETZER and SCHLITTER (1972), but is more likely allied to *G. campestris*.

Gerbillus mauritaniae (Heim de Balsac, 1943). Bull. Mus. Hist. Nat. Paris **15:** 287.
Type locality: Mauritania: Aouker Region, S. of Archane Titarek.
Distribution: Known only from the type locality.
Comment: This species, known from a single specimen, was formerly included in *Monodia* (PETTER 1975). The original description states that the plantar soles have only three large independent tubercles, apparently in the metatarsal region, that are covered with short stiff hair, but the remainder of the sole is naked. The third upper molar shows a small posterior tubercle. These characters do not warrant generic distinction.

Gerbillus mesopotamiae Harrison, 1956. J. Mammalogy **37:** 417.
Type locality: Iraq: southwest of Faluja, W. bank of Euphrates River, near Amiriya.
Distribution: Iraq and S. W. Iran in the valleys of the Tigris, Euphrates and Karun Rivers.
Comment: Originally described as a subspecies of *G. dasyurus* but later regarded as distinct by HARRISON (1972). Relationships of *G. mesopotamiae* with *G. dasyurus* and *G. nanus* were defined by LAY and NADLER (1975).

Gerbillus muriculus Thomas and Hinton, 1923. Proc. Zool. Soc. London **1923:** 263.
Type locality: Sudan: Darfur, Madu, 80 mi. northeast of El Fasher.
Distribution: Sudan.
Comment: PETTER (1975, p. 10) included this species without comment in *G. nanus* but also listed it as a distinct species (p. 12). CORBET and HILL (1980) listed it as a distinct. Should be regarded as valid pending revision.

Gerbillus nancillus Thomas and Hinton, 1923. Proc. Zool. Soc. London **1923:** 260.
Type locality: Sudan: Plains of Darfur, 45 mi. N of El Fasher.
Distribution: Vicinity of El Fasher.
Comment: Probably is valid species.

Gerbillus nanus Blanford, 1875. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 4, **16:** 312.
Type locality: Pakistan: Gedrosia. Further specified as Pakistan: Baluchistan; Saman Dasht (cf. LAY 1967: 171).
Distribution: Baluchistan to the Arabian Peninsula and Israel to Morocco.
Included forms: *G. arabium, G. hilda, G. mimulus* and *G. nanus setonbrownei* (HARRISON 1972). *G. indus* (LAY and NADLER 1975).
Comment: *G. nanus* has a 2N = 52 karyotype in Morocco, Algeria, Tunisia, Israel, Iran and Pakistan (LAY et al. 1975; JORDAN et al. 1974), and also possesses an accessory tympanum.

PETTER (1975) included *G. principulus* and *G. muriculus* without comment and *G. mackilligini* with a note that it may be valid. CORBET (1978) listed *G. amoenus* and *G. quadrimaculatus* Bodenheimer as synonyms of *G. nanus*. OSBORN and HELMY (1980) did not report *G. nanus* from Egypt, and regarded both *G. amoenus* and *G. mackilligini* as distinct. *G. quadrimaculutus* Bodenheimer is a nomen nudum. Any relationship with *G. principulus* and *G. muriculus* should be considered as provisional. *G. amoenus* and *G. nanus* share a number of features: the same diploid chromosome number and very similar chromosome morphology; bare hindfeet and an accessory tympanum. Future work should be directed toward clarification of the relationship of these two forms.

Gerbillus nigeriae Thomas and Hinton, 1920. Novit. Zool. **27:** 317.
Type locality: Nigeria: Farniso near Kano.
Distribution: Northern Nigeria.
Comment: PETTER (1975) and KOCK (1978) both regarded *G. nigeriae* as a synonym of

G. agag (see above). TRANIER (1975) considered it distinct and reported a karyotype with a 2N of 62-68 with a minimum of 30 biarmed chromosomes. *G. nigeriae* should be considered valid.

Gerbillus occiduus Lay, 1975. Fieldiana Zool. **65:** 94.
Type locality: Morocco: Aoreora, 80 km WSW Goulimine.
Distribution: Known only from the type locality.
Comment: See LAY (1975) for review. 2N = 40 with all biarmed chromosomes and distinct from *G. andersoni* karyotype.

Gerbillus percivali Dollman, 1914. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 8, **14:** 488.
Type locality: Kenya: Voi.
Distribution: Kenya.
Comment: Included in *G. pusillus* without comment by PETTER (1975). Should be regarded distinct pending revision.

Gerbillus perpallidus Setzer, 1958. J. Egypt Publ. Hlth. Ass. **33:** 221.
Type locality: Egypt: Bir Victoria.
Distribution: N. Egypt, west of the Nile River.
Comment: WASSIF et al. (1969), LAY et al. (1975) and CORBET (1978) considered *G. perpallidus* a distinct species. PETTER (1975) regarded *G. perpallidus* as a synonym of *G. pyramidum* but commented that it could be valid. Clearly distinct from *G. latastei* in which it was placed by COCKRUM (1977). OSBORN and HELMY (1980) provide a description and review. 2N = 40, with 36 biarmed and four single armed chromosomes.

Gerbillus poecilops Yerbury and Thomas, 1895. Proc. Zool. Soc. London **1895:** 549.
Type locality: South Yemen: Aden; Lahej.
Distribution: South Yemen; North Yemen; Saudi Arabia.
Comment: Valid species (HARRISON 1972).

Gerbillus principulus (Thomas and Hinton), 1923. Proc. Zool. Soc. London **1923:** 262.
Type locality: Sudan: Jebel Meidob; El Malha.
Distribution: Type locality only.
Comment: Placed in synonomy under *G. nanus* without comment by PETTER (1976). SETZER (1956) treated it as a valid species but stated that it may prove to be a synonym of *G. watersi*. Should be regarded as distinct pending revision.

Gerbillus pulvinatus Rhoads, 1896. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, p. 537.
Type locality: Ethiopia, Lake Rudolf, Rusia.
Distribution: Ethiopia.
Included forms: PETTER (1975) included *G. bilensis* as a synonym without comment.
Comment: HUBERT (1978) described the karyotype as 2N = 62. Should be considered distinct and monotypic pending revision.

Gerbillus pusillus Peters, 1878. Monatsb. K. Preuss. Acad. Wiss. Berlin, p. 201.
Type locality: Kenya; Ndi and Kitui.
Distribution: Kenya and Ethiopia.
Comment: Regarded as valid by PETTER (1975). Should be considered distinct pending revision.

Gerbillus pygargus F. Cuvier, 1838. Trans. Zool. Soc. London **2:** 142, pl. 25, Figs. 10–14.
Type locality: Upper Egypt.
Distribution: Known from type locality only.
Comment: CUVIER's description including figures fulfills all requirements of Article 25 of the Rules of Zoological Nomenclature and the statement of COCKRUM and SETZER (1976: 649) that *G. pygargus* is a nomen nudum is incorrect. CUVIER applied *G. pygargus* to *Meriones gerbillus* Ruppell, 1862 to distinguish it from *G. gerbillus* Oliver, 1800 and *G.*

pyramidum Geoffroy, 1825. The crania of these three species as illustrated in plate 25 figures 1 to 14 convince me that three distinct species are involved, though I cannot identify *G. pygargus* with any species at this time.

Gerbillus pyramidum Geoffroy, 1825. Dict. Class. Hist. Nat. **7:** 321.
Type locality: Egypt: Giza Province.
Distribution: Egypt, Nile delta and valley south to Sudan, oases of Western Desert, southeastern part of Eastern Desert (cf. map of Osborn and Helmy 1980: 97).
Included forms: *G. pyramidum elbaensis, G. pyramidum gedeedus* (Osborn and Helmy 1980).
Comment: In general authors have referred to the larger hairy-footed species in North Africa as *G. pyramidum* but opinions are as diverse as authors regarding synonyms, which have included *G. acticola, G. aureus, G. burtoni, G. floweri, G. hesperinus, G. hirtipes, G. latastei, G. perpallidus, G. riggenbachi* and others (Ellerman and Morrison-Scott 1951; Petter 1975; Cockrum 1977; Corbet 1978). From the data available it is difficult to support the case for including any of the forms listed above in *G. pyramidum.*

Inasmuch as a distinctive karyotype of 2N = 38 with all biarmed elements has been reported for topotypical material and such a karyotype has not been reported from any locality outside Egypt, it should be assumed that *G. pyramidum* inhabits only the region mapped by Osborn and Helmy.

Jordan et al. (1974) and Cockrum (1976, 1977) refer specimens from southern and western Tunisia characterized by a 2N = 40, with 38 biarmed and two single armed chromosomes, to *G. pyramidum.* Matthey (1952, 1953) and Wahrman and Zahavi (1958) identified Algerian specimens with a similar 2N = 40 as *G. pyramidum.* Hubert and Bohme (1978) reported a specimen from Senegal as *G. pyramidum,* with 2N = 40 and seemingly identical chromosomal morphology to the specimens from Algeria and Tunisia. I believe that these 2N = 40 specimens represent a species other than *G. pyramidum.* This topic is discussed further under *G. tarabuli.* It is unclear whether *G. p. tibesti* represents this form, another species or is distinct.

Wahrman and Zahavi (1955) and Wahrman and Gourevitz (1972, 1973) found chromosomal polymorphism among *Gerbillus* sp. from Sinai and the mediterranean coast of Israel. Diploid numbers ranged from 64, 65, 66 near Gaza to 50, 51, 52, near Tel Aviv, with a "hybrid zone" in the Gaza Strip where 2N = 51, 52, 53, 54, 55, 56, 59, and 61 were found. These populations have been identified as *G. pyramidum,* however, it seems unlikely that this is correct. Two species were described from this region, *G. floweri* Thomas and *G. bohnotei* Thomas. Osborn and Helmy (1980) place *G. floweri* in *G. pyramidum* and *G. bonhotei* in *G. andersoni.* The status of these forms and their relationships with the populations studied by Wahrman and Gourevitz (1972, 1973) and Nevo (1982) are unclear and additional research is necessary. For the present it seems advisable to consider both *G. bonhotei* and *G. floweri* as distinct species and to refer the chromosomally variable populations to *Gerbillus* species unidentified.

Gerbillus quadrimaculatus Lataste, 1882. Le Naturaliste **2:** 27.
Type locality: Nubia.
Distribution: Known only from type locality.
Comment: It is difficult to identify this form from the original description and the skull of the type is incomplete. Most authors follow Ellerman and Morrison-Scott (1951), who list it equivocably under *G. nanus.* Probably should be considered distinct pending comprehensive reevaluation.

Gerbillus riggenbachi Thomas, 1903. Novit. Zool. **10:** 301.
Type locality: Western Sahara (Rio de Oro).
Distribution: Known only from the type locality.
Comment: Petter (1975) included *G. riggenbachi* in *G. pyramidum* without comment.

Cockrum (1977) stated that it may be conspecific with *G. latastei*. Lay et al. (1975) suggested that *G. riggenbachi* should be regarded as distinct pending comprehensive revision.

No evidence has been cited to support any of these synonymies. The possibility that *G. riggenbachi* may represent a western form of the 2N = 40 karyotype discussed under *G. pyramidum* and typical of specimens from Tunisia, Algeria, Morocco and Senegal should be investigated. For the present it seem best to regard it as valid.

Gerbillus rosalinda St. Leger, 1929. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 10, **4:** 295.
Type locality: Sudan: Kordofan; Abu Zabad, 145 km southwest of El Obeid.
Distribution: Sudan.
Comment: Petter (1975) considered it distinct but noted that it may be conspecific with *G. latastei*. This species should be regarded as distinct pending revision.

Gerbillus ruberrimus Rhoads, 1896. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, p. 538.
Type locality: Ethiopia: Finik, near Webi Shebeli.
Distribution: Somalia and Kenya.
Comment: Petter (1975) commented that it may be a synonym of *G. pusillus*, but cited no evidence. Should be considered distinct pending revision.

Gerbillus simoni Lataste, 1881. Le Naturaliste **3:** 499.
Type locality: Algeria: Oued Magra.
Distribution: Egypt, west of the Nile Delta; Libya; Tunisia; Algeria.
Included forms: *G. kaiseri* (Osborn and Helmy 1980).
Comment: Regarded by Petter (1959) as generically distinct as discussed above. Osborn and Helmy (1980) recognized *G. simoni* as a distinct species and included *G. kaiseri*. Includes *G. zakariai*, described as a new species by Cockrum et al. (1976).

Gerbillus somalicus Thomas, 1910. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 8, **5:** 197.
Type locality: Somalia: Upper Sheikh.
Distribution: Somalia.
Comment: Placed without comment in *G. campestris* by Petter (1975). Should be regarded distinct pending revision.

Gerbillus stigmonyx Heuglin, 1877. Reise in Nordost-Afrika **2:** 78.
Type locality: Sudan: Khartoum.
Distribution: Sudan.
Included forms: *G. stigmonyx luteolus* (Thomas, 1901).
Comment: Petter (1975) listed *G. stigmonyx* and *G. s. luteolus* as synonyms of *G. campestris*. He noted that *G. luteolus* may be valid. *G. stigmonyx* should be retained as valid pending revision.

Gerbillus syrticus Misonne, 1974. Bull. Inst. R. Sci. Nat. Bel. **50** (6): 1.
Type locality: Libya: 12 km N of Nofilia.
Distribution: Known only from type locality.
Comment: Relationships of this form should be evaluated in a revision.

Gerbillus tarabuli Thomas, 1902. Proc. Zool. Soc. London **1902:** 5.
Type locality: Libya: Sebha.
Distribution: Libya.
Comment: This species was described as a subspecies of *G. pyramidum* and is listed as a synonym of *G. pyramidum* by most authors. Lay et al. (1975) commented on certain morphological features that distinguish *G. pyramidum* and *G. tarabuli*. Future work should examine the possibility that the 2N = 40, 38 biarmed and two single armed chromosome forms reported from Tunisia, Algeria, Morocco and Senegal (cf. *G. pyramidum* account) are conspecific and may be referable to *G. tarabuli*.

G. pyramidum hamadensis described from Libya by RANCK (1968) should also be included provisionally.

Gerbillus vivax (Thomas), 1902. Proc. Zool. Soc. London **1902:** 8.
Type locality: Libya: Sebha.
Distribution: Libya.
Comment: ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951) placed *G. vivax* in *G. dasyurus.* RANCK (1968) regarded it as a form of *G. amoenus.* PETTER (1975) and CORBET (1978) treated *G. vivax* and as a synonym of *G. nanus.* The type specimen possesses an accessory tympanum and bare feet, and thus *G. vivax* cannot be a synonym of *G. dasyurus.* Until the relationships between *G. vivax, G. nanus* and *G. amoenus* are clarified *G. vivax* should be regarded as valid.

Gerbillus watersi De Winton, 1901. Novit. Zoology **8:** 399.
Type locality: Sudan: Upper Nile; Shendi.
Distribution: Somalia: Sudan.
Comment: PETTER (1975) listed *G. watersi* as a subspecies of *G. nanus* without comment (p. 11) and as a distinct species (p. 7). This form should be regarded as valid pending revision.

Incertae sedis

The following names are often cited as synonyms, for various species. The attributions of the names are obscure and require evaluation.

Gerbillus aegyptius Desmarest, 1804. Dict. d'Hist. Nat., ed. 1, **24,** Tab. Meth. d. Mamm. p. 22.
Type locality: Egypt near Alexandria.
Comment: ALLEN (1939), ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951) and CORBET (1978) list this form as a synonym of *G. gerbillus.*

Gerbillus deserti Loche, 1867. Explor. Sci. Algerie, Zool., Mamm., p. 107.
Type locality: Algeria: Ouargla.
Comment: ELLERMAN (1941), ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951) and CORBET (1978) regard this to be a synonym of *G. campestris.* COCKRUM and SETZER (1976) believe it to be a *Mus musculus.*

Gerbillus gerbii Loche, 1867. Explor. Sci. de l'Algerie, Zool., Mamm., p. 107.
Type locality: Algeria: territory of Beni Sliman.
Comment: ALLEN (1939), ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951) and CORBET (1978) list it under *G. campestris.* COCKRUM and SETZER (1976) state that it is strictly a nomen nudum.

Meriones longicaudus Wagner, 1843. Arch. Naturgesch. **8:** 19.
Type locality: Egypt.
Comment: ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951) and CORBET (1978) tentatively list this form under *G. gerbillus.* See also comments of COCKRUM and SETZER (1976: 657).

Psammomys minutus Loche, 1867. Explor. Sci. Alg. Zool. Mamm. p. 109.
Type locality: Algeria: Douilba (possibly is a misstransliteration of Douiba, a name given several locations between 34° 03′–35° 34′ N and 4° 10′–4° 30′ E).
Comment: *G. minutus* is unavailable according to COCKRUM and SETZER (1976), who indicate that it was later properly described as *Psammomys minutus* Loche, 1867, Explor. Sci. de l'Algerie, Zool. Mamm p. 109. Evidence for synonymy with *G. campestris* is equivocable.

Appendix

List of named forms of *Gerbillus* with citations and type localities. Asterisks in the left margins denote that the type specimen has been examined by the author.

Gerbillus acticola* Thomas, 1918. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 9, **2: 147 Somalia: Berbera (10° 28′ N, 45° 02′ E).

Gerbillus aegyptius Desmarest, 1804. Nouv. Dict. Hist. Nat. XXIV, Tab. Meth. p. 22. Egypt: Alexandria (31° 12′ N, 29° 51′ E).

Gerbillus agag* Thomas, 1903. Proc. Zool. Soc. London **1903: 296. Sudan: W. Kordofan; Agageh Wells (04° 10′ N, 31° 40′ E).

Gerbillus allenbyi* Thomas, 1918. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 9, **2: 146. Israel: Rehoboth (31° 54′ N, 34° 64′ E).

Dipodillus amoenus* De Winton, 1902. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, **9: 46. Egypt: Giza Province (ca. 29° 59′ N, 31° 08′ E).

Gerbillus andersoni* De Winton, 1902. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, **9: 45. Egypt: Mandara (31° 13′ N, 30° 41′ E).

Gerbillus andersoni blanci* Cockrum, Vaughn and Vaughn, 1976. Mammalia **40: 470. Tunisia: 2 km NE of Bordj Cedria (30° 42′ N, 10° 25′ E).

Dipodillus arabium* Thomas, 1918. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 9, **2: 61. Saudi Arabia: Tebuk (28° 31′ N, 36° 36′ E).

Gerbillus arduus* Cheesman and Hinton, 1924. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 9, **14: 551. Saudi Arabia: Jafura (ca. 24° 15′ N, 50° 00′ E).

Gerbillus aureus nalutensis* Ranck, 1968. Bull. U. S. Nat. Mus. **275: 90. Libya: Tripolitania; 40 km ENE Nalut. (32° 01′ N, 11° 22′ E).

Gerbillus bilensis Frick, 1914. Ann. Carnegie Mus. **9:** 12. Ethiopia: (Billen) (09° 31′ N, 40° 14′ E).

Gerbillus bonhotei* Thomas, 1919. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 9, **3: 560. Egypt: Sinai; Khabra Abu Guzour (31° 00′ N, 34° 20′ E).

Gerbillus bottai* Lataste, 1882. Le Naturaliste **5: 36. Sudan: Sennaar (13° 35′ N, 33° 40′ E).

Dipodillus brockmani* Thomas, 1910. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 8, **5: 420. Somalia: Burao (09° 31′ N, 45° 33′ E).

Gerbillus burtoni F. Cuvier, 1838. Trans. Zool. Soc., London **2:** 145, pls. 22, 23. Sudan: Darfur (12° 30′ N, 24° 00′ E).

Gerbillus campestris Levaillant, 1857. Explor. Sci. de l'Algerie Zool., Mammiferes, Atlas p. 15. Fig. 2, 2a. Algeria: Constantine Province (ca. 36° 22′ N, 06° 40′ E).

Gerbillus campestris brunnescens* Ranck, 1968. Bull. U. S. Nat. Mus. **275: 133. Libya: Cyrenaica; 5 km SE of Derna (32° 44′ N, 22° 40′ E).

Dipodillus campestris cinnamomeus Cabrera, 1922. Bol. Real Soc. Espanola Hist. Nat. Madrid **22:** 112. Morocco: Taguidert, South of Mogador (31° 06′ N, 09° 46′ W).

Gerbillus campestris haymani* Setzer, 1958. J. Egypt. Publ. Hlth. Assn. **33: 208. Egypt: Siwa Oasis (29° 12′ N, 25° 31′ E).

Dipodillus campestris riparius Cabrera, 1922. Bol. Real. Soc. Espanola Hist. Nat. Madrid **22:** 112. Marocco: Dar es Sheik Wadi Martin Valley (34° 35′ N, 05° 13′ W).

Dipodillus campestris rozsikae* Thomas, 1908. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 8, **2: 374. Emended from *roszikae* by Thomas, 1913, Novit. Zool. **20:** 589. Algeria: Biskra (34° 50′ N, 05° 45′ E).

Gerbillus campestris wassifi* Setzer, 1958. J. Egypt. Publ. Hlth. Assn. **33: 209. Egypt: near Salum (31° 34′ N, 25° 09′ E).

Gerbillus cheesmani* Thomas, 1919. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **26: 748. Iraq: near Basra (30° 30′ N, 47° 47′ E).

Gerbillus cheesmani aquilus* Schlitter and Setzer, 1973. Proc. Biol. Soc. Washington **84: 167. Iran: 60 km W of Kerman (ca. 30° 15′ N, 56° 28′ E).

Gerbillus cheesmani maritimus* Sanborn and Hoogstraal, 1953. Fieldiana Zool. **34: 245. Yemen: 3 mi SE of Hodeida (14° 50′ N, 42° 58′ E).

Gerbillus cheesmani subsolanus* Schlitter and Setzer, 1973. Proc. Biol. Soc. Washington **84: 168. Pakistan: 36 km E of Nok Kundi (ca. 28° 48′ N, 62° 46′ E).

**Gerbillus cosensi* Dollman, 1914. Abstr. Proc. Zool. Soc. London no. 131, p. 25. Uganda: Kozibiri River, Ngamatak, Turkwel River (02° 40′ N, 35° 21′ E).

Gerbillus dalloni Heim de Balsac, 1936. Mem. Acad. Sci. Inst. France, Paris (2), **62:** 43 (Mem. No. 1). Tchad: Tibesti Region (ca. 20° N, 18° E).

**Dipodillus dasyuroides* Nehring, 1901. S. B. Ges. Nat. Fr. Berlin p. 173. Jordan: mountains of Moab (ca. 31° 15′ N, 35° 45′ E).

Meriones dasyurus Wagner, 1842. Arch. Nat. **8,** I: 20, Sinai.

Gerbillus dasyurus gallagheri* Harrison, 1971. Mammalia **35: 120. Oman: Masifi (25° 19′ N, 56° 10′ E).

* *Gerbillus dasyurus leosollicitus* von Lehmann, 1966. Zool. Beitr. **12:** 288. Syria: Deir-el-Hajar (33° 22′ N, 36° 26′ E).
* *Gerbillus dasyurus mesopotamiae* Harrison, 1956. J. Mammalogy **37:** 417. Iraq: near Amiriya, W. bank Euphrates River (33° 40′ N, 44° 32′ E).
* *Gerbillus dasyurus palmyrae* von Lehmann, 1966. Zool. Beitr. **12:** 288. Syria: Palmyra (34° 36′ N, 38° 15′ E).
Gerbillus deserti Loche, 1867. Expl. Alg. p. 107. Algeria: Ouargla (31° 57′ N, 05° 20′ E).
* *Gerbillus diminutus* Dollman, 1911. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 8, **7:** 520. Kenya: Nyama Nyango, northern Guaso Nyiro (0° 34′ N, 37° 33′ E).
* *Dipodillus dodsoni* Thomas, 1902. Proc. Zool., Soc. London **2:** 7. Libya: Tripolitania; Hammam (29° 09′ N, 15° 47′ E).
* *Dipodillus dodsoni patrizii* de Beaux, 1932. Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova **55:** 379. Libya: Cufra Oasis (ca. 24° 11′ N, 23° 19′ E).
Meriones dongolanus Heuglin, 1877. Reise in Nordost-Afrika **2:** 79. Sudan: Dongola (19° 13′ N, 30° 27′ E).
* *Gerbillus dunni* Thomas, 1904. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, **14:** 101, Somalia; Gerlogobi (06° 53′ N, 45° 03′ E).
* *Gerbillus eatoni* Thomas, 1902. Proc. Zool. London **2:** 6. Libya: El Cusher (31° 01′ N, 17° 32′ E).
* *Gerbillus eatoni inflatus* Ranck, 1968. Bull. U. S. Nat. Mus. **275:** 97. Libya Cyrenaica; 10 km SW Fort Capuzzo (31° 31′ N, 27° 59′ E).
* *Gerbillus eatoni versicolor* Ranck, 1968, Bull. U. S. Nat. Mus. **275:** 98. Libya: Cyrenaica; 2 km N Coefia (32° 14′ N, 20° 11′ E).
* *Gerbillus famulus* Yerbury and Thomas, 1895. Proc. Zool. Soc. London **1895:** 551. South Yemen: Lahej (13° 01′ N, 44° 54′ E).
* *Gerbillus floweri* Thomas, 1919. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 9, **3:** 559. Egypt: Sinai; El Arish (31° 08′ N, 33° 48′ E).
Gerbillus foleyi Heim de Balsac, 1937. Suppl. au Bull. Biol. de France et Belgique, Paris **22:** 317, 380, F. 15. Algeria: Beni Abbes (30° 11′ N, 02° 14′ W).
Gerbillus garamantis Lataste, 1881. Le Naturaliste **3:** 506. Algeria: Ouargla; Sidi-Roueld (= Sidi Krouiled, 31° 59′ N, 5° 26′ E).
Gerbillus gerbii Loche, 1858. Cat. Mamm. et Oiseaux observes en Algerie p. 23. Algeria: Beni Sliman country (36° 17′ N, 03° 07′ E).
Dipus gerbillus Olivier, 1801. Bull. Sci. Phil. Paris **2:** 121. Egypt: Giza (29° 59′ N, 31° 08′ E).
* *Gerbillus gerbillus aeruginosus* Ranck, 1968. Bull. U. S. Nat. Mus. **275:** 103. Libya: Cyrenaica; El Giof, Cufra Oasis (34° 11′ N, 23° 19′ E).
* *Gerbillus gerbillus asyutensis* Setzer, 1960, J. Egypt. Publ. Hlth. Assn. **36:** 3. Egypt: Wadi el Asyute, 13 mi SE of Asyut (ca. 27° 14′ N, 31° 07′ E).
* *Gerbillus gerbillus discolor* Ranck, 1968. Bull. U. S. Nat. Mus. **275:** 106. Libya: Fezzan; Ghat (ca. 25° 08′ N, 10° 11′ E).
* *Gerbillus gerbillus psammophilous* Ranck, 1968. Bull. U. S. Nat. Mus. **275:** 112. Libya: Cyrenaica; Gialo Oasis (29° 15′ N, 21° 14′ E)
* *Gerbillus gerbillus sudanensis* Setzer, 1956. Proc. U. S. Nat. Mus. **106:** 488. Sudan: Red Sea Province; Port Sudan (19° 35′ N, 37° 15′ E).
* *Gerbillus gleadowi* Murray, 1886. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 5, **17:** 246. Pakistan: Sind Province; Rohri (27° 42′ N, 68° 54′ E).
Gerbillus (Dipodillus) grobbeni Klaptocz, 1909. Zool. Jahrbücher, Syst. **27:** 252 (vol for 1908). Libya: Cyrenaica; Dernah (ca. 32° 44′ N, 22° 40′ E).
* *Gerbillus (Dipodillus) harwoodi* Thomas, 1901. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, **8:** 275. Kenya: Lake Naivasha (0° 44′ N, 36° 26′ E).
* *Dipodillus henleyi* De Winton, 1903. Novit. Zool. **10:** 284, pl. 8, Fig. 1. Egypt: Wadi Natron; Zaghig (ca. 31° 22′ N, 30° 18′ E).
* *Gerbillus henleyi mackrami* Setzer, 1958. J. Egypt. Publ. Hlth. Assn. **33:** 212. Egypt: Sudan Governate; 3 mi N of Bir Kansisrob (22° 15′ N, 36° 22′ E).
* *Dipodillus hilda* Thomas, 1918. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 9, **2:** 62. Morocco: sea coast 70 mi SW of Tangier (ca. 35° 39′ N, 06° 14′ W).
* *Gerbillus hirtipes* Lataste, 1886. Le Naturaliste **3:** 506. Algeria: Ba-Mendile near Ouargla (ca. 32° 00′ N, 05° 16′ E).
* *Gerbillus hirtipes hesperinus* Cabrera, 1906. Bol. Real. Soc. Espanola Hist. Nat., Madrid **6:** 365. Morocco: Mogador (31° 31′ N, 09° 46′ W).
* *Gerbillus hoogstraali* Lay, 1975. Fieldiana Zool. **65:** 90. Morocco: 7 km S of Taroudannt (30° 26′ N, 08° 54′ W).
* *Gerbillus indus* Thomas, 1920. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **26:** 935. Pakistan: Gambat. (27° 18′ N, 68° 36′ E).
* *Gerbillus (Hendecapleura) jamesi* Harrison, 1967. Mammalia **31:** 383. Tunisia: between Bou Ficha and Enfidaville (36° 12′ N, 10° 30′ E).

Dipodillus jordani* Thomas, 1918. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 9, **2: 60. Algeria: Guelt-es-Stel (35° 09′ N, 03° 02′ E).
Dipodillus juliani* St. Leger, 1935. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 10, **15: 669. Somalia: Bulhar (10° 24′ N, 44° 26′ E).
Gerbillus kaiseri* Setzer, 1958. J. Egypt. Publ. Hlth. Assn. **33: 214. Egypt: Mersa Matruh (31° 21′ N, 27° 14′ E).
Gerbillus latastei* Thomas and Trouessart, 1903. Bull. Soc. Zool. de France **1903: 172. Tunisia: Kebili (33° 42′ N, 08° 58′ E).
Gerbillus (Dipodillus) lixa* Yerbury and Thomas, 1895. Proc. Zool. Soc. London **1895: 550. South Yemen: Shaik Othman (12° 54′ N, 45° 00′ E).
Meriones longicaudus Wagner, 1843. Schreber's Säugethiere Suppl. **3:** 477. Egypt.
Dipodillus lowei* Thomas and Hinton, 1923. Proc. Zool. Soc. London **1923: 261. Sudan: Darfur; Jebel Marra (12° 45′ to 13° 30′ N, 24° 15′ to 24° 45′ E).
Dipodillus luteus* Dollman, 1914. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 8, **14: 489. Kenya: Nyanza Province; Gauso Nyiro (00° 38′ N, 37° 40′ E).
Dipodillus mackilligini* Thomas, 1904. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, **14: 158. Sudan: Wadi Alagi (22° N, 35° E).
Dipodillus maghrebi* Schlitter and Setzer, 1972. Proc. Biol. Soc. Washington. **84: 387. Morocco: Fez Province; 15 km SW of Taounate (34° 29′ N, 04° 48′ W).
Dipodillus mariae* Bonhote, 1910. Proc. Zool. Soc. London **1910: 792. Egypt: Mokattam hills E of Cairo (30° 02′ N, 31° 17′ E).
Monodia mauritaniae Heim de Balsac, 1943. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris **15:** 287. Mauritania: Aouker Region; S of Archane Titarek (Aouker Region = 17° 30′ N, 9° 30′ W).
Psammomys minutus Loche, 1858. Cat. Mamm. et Oiseaux observes en Algerie p. 23. Algeria: Sahara; Douibla (Not located – see text).
Gerbillus muriculus* Thomas and Hinton, 1923. Proc. Zool. Soc. London **1923: 263. Sudan: Darfur; Madu, 80 mi NE of Fasher (18° 37′ N, 26° 04′ E).
Gerbillus nancillus Thomas and Hinton, 1923. Proc. Zool. Soc. London **1923:** 260. Sudan: Plains of Darfur; 45 mi. N El Fasher (ca. 13° 42′ N, 25° 20′ E).
Gerbillus nanus* Blanford, 1875. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 4, **16: 312. Pakistan: Baluchistan; Gedrosia. Fixed at Pakistan: Saman Dasht (25° 52′ N, 62° 42′ E) by LAY 1967.
Gerbillus nanus setonbrownei* Harrison, 1968. Mammalia **32: 60. Oman: Suwera (24° 19′ N, 57° 49′ E).
Dipodillus mimulus* Thomas, 1902. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, **9: 362. South Yemen: Lehej (13° 01′ N, 44° 54′ E).
Gerbillus nigeriae* Thomas and Hinton, 1920. Novit. Zool. **27: 317. Nigeria: Farniso, near Kano (ca. 12° 00′ N, 08° 31′ E).
Gerbillus occiduus* Lay, 1975. Fieldiana Zool. **65: 94. Morocco: Aoreora, 80 km WSW of Goulimine (28° 51′ N, 10° 51′ W).
Dipodillus percivali* Dollman, 1914. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 8, **14: 488. Kenya: Voi (03° 24′ S, 38° 38′ E).
Gerbillus perpallidus* Setzer, 1958. J. Egypt. Publ. Hlth. Assn. **33: 221. Egypt: Bir Victoria (30° 24′ N, 30° 37′ E).
Gerbillus (Dipodillus) poecilops* Yerbury and Thomas, 1895. Proc. Zool. Soc. London **1895: 549. South Yemen: Lahej (13° 01′ N, 44° 54′ E).
* *Dipodillus principulus* Thomas and Hinton, 1923. Proc. Zool. Soc. London **1923:** 262. Sudan: Darfur; El Malha, Jebel Maidob. (= Malha wells 15° 08′ N, 26° 12′ E).
Gerbillus pulvinatus Rhoads, 1896. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **1896:** 537. Ethiopia: Lake Rudolph; Rusia (04° 52′ N, 36° 29′ E).
Gerbillus pusillus Peters, 1878. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin **1878:** 201. Kenya: Ndi and Kitui (Ndi 03° 15′ N, 38° 31′ E; Kitui 01° 22′ S, 38° 01′ E).
Gerbillus pygargus F. Cuvier, 1838. Trans. Zool. Soc. London. **2:** 142, pl. 25, Fig. 10–14. Upper Egypt.
Gerbillus pyramidum I. Geoffroy, 1825. Dict. Classique l'Hist. Nat. **7:** 321. Egypt: Giza Pyramids area (29° 59′ N, 31° 08′ E).
Gerbillus pyramidum aureus* Setzer, 1956. Proc. Biol. Soc. Washington **69: 179. Libya: Tripolitania; 12 km W of Zliten (32° 29′ N, 14° 26′ E).
Gerbillus pyramidum elbaensis* Setzer, 1958 J. Egypt. Publ. Hlth. Assn. **33: 223. Egypt: Sudan Gov't Area; 2 mi W of Bir Kansisrob (22° 15′ N, 36° 22′ E).
Gerbillus pyramidum favillus* Setzer, 1956. Proc. Biol. Soc. Washington **69: 180. Libya: Tripolitania; 2 km E of Sirte (ca. 31° 12′ N, 16° 38′ E).
Gerbillus pyramidum gedeedus* Osborn and Helmy, 1980. Fieldiana Zool. N. S. no. **5: 114. Egypt: El Wadi el Gedeed; El Mawhoub, Dakhla Oasis (25° 40′ N, 28° 45′ E).
Gerbillus pyramidum hamadensis* Ranck, 1968. Bull. U. S. Nat. Mus. **275: 118. Libya: Tripolitania; 5 km E of Derg (30° 12′ N, 10° 29′ E).

Gerbillus pyramidum tarabuli Thomas, 1902. Proc. Zool. Soc. London **1902:** 5. Libya: Fezzan; Sebha (27° N, 14° 27′ E).
Gerbillus pyramidum tibesti* Setzer and Ranck, 1971. Proc. Biol. Soc. Washington **84: 55. Tchad: Zouar (20° 24′ N, 16° 30′ E).
Gerbillus quadrimaculatus Lataste, 1882. Le Naturaliste **4:** 27. Nubia.
Gerbillus riggenbachi* Thomas, 1903. Novit. Zool. **10: 301. Rio de Oro.
Gerbillus rosalinda* St. Leger, 1929. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 10, **4: 295. Sudan: Kordofan; Abu Zabad, 145 km SW of El Obeid (13° 11′ N, 30° 10′ E).
Gerbillus ruberrimus Rhoads, 1896. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **1896:** 538. Somalia: Finik, near Webi Shebeli (06° 57′ N, 42° 10′ E).
Gerbillus simoni* Lataste, 1881. Le Naturaliste **3: 499. Algeria: Magra Oasis (Oued), between Msila and Barika (35° 39′ N, 05° 08′ E).
Dipodillus somalicus* Thomas, 1910. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 8, **5: 197. Somalia: Upper Sheikh (09° 56′ N, 45° 12′ E).
Meriones stigmonyx Heuglin, 1877. Reise in Nordost-Afrika **2:** 78. Sudan: Khartoum (15° 36′ N, 32° 48′ E).
Gerbillus stigmonyx luteolus* Thomas, 1901. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, **8: 275. Sudan: Duem (= Ed Dueim, 11° 29′ N, 26° 10′ E).
Gerbillus syrticus Misonne, 1974. Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. **50:** 1. Libya: 12 km N of Nofilia (= Nawfaliayh, 30° 47′ N, 17° 50′ E).
Meriones venustus Sundevall, 1843. Kongl. Svenska Vet. Akad. Handl. Stockholm **1843:** 230. Sudan: Bahr el Abiad (11° 29′ N, 26° 10′ E, cf. Davis and Misonne 1964).
Dipodillus vivax* Thomas, 1902. Proc. Zool. Soc. London **1902: 8. Libya: Fezzan Sebha (27° N, 14° 27′ E).
Dipodillus watersi* De Winton, 1901. Novit. Zool. **8: 399, pl. 20. Sudan: Upper Nile; Shendi (16° 40′ N, 33° 27′ E).
Dipodillus zakariai* Cockrum, Vaughn and Vaughn, 1976. Mammalia **40: 320. Tunisia: Kerkennah Island, 0.5 km E of Kellabine (30° 44′ N, 10° 15′ E).

Acknowledgements

To Michael Carleton for valuable comments on the manuscript and Erich Lieth for providing the German summary I am most grateful. The following curators generously allowed me to examine specimens under their care: M. J. Carleton, G. B. Corbet, J. E. Hill, L. de la Torre, R. Timm and P. Myers. Any errors or omissions are the responsibility of the author.

Zusammenfassung

Zur Taxonomie der Gattung Gerbillus (Rodentia: Gerbillinae) mit Anmerkungen über die Anwendung von Gattungs- und Untergattungsnamen nebst einer kommentierten Liste der Arten

Behandelt wird die Taxonomie der Gattung *Gerbillus* (Rodentia : Gerbillinae). Die Studie gibt zunächst einen Überblick über den unterschiedlichen Gebrauch von *Gerbillus, Dipodillus* und *Hendecapleura* als Gattungs- oder Untergattungsnamen. Soweit möglich, werden für alle beschriebenen Taxa Merkmale der Morphologie der Fußsohlen, der Zähne und der Bullae auditivae, die relativen Schwanzlängen und Kennzahlen über den Karyotyp zusammengestellt. Die Verteilung der Merkmale stützt nicht die heute übliche Verteilung auf Gattungen oder Untergattungen. Sie zeigt, daß eine umfassende Revision der Gattung notwendig ist. Bevor diese zur Verfügung steht, schlage ich vor, die hier behandelten Arten einer einzigen Gattung, *Gerbillus,* zuzuordnen. Eine kommentierte Liste der vorläufig anzuerkennenden Arten wird vorgelegt, die auch die diagnostischen Merkmale nennt. Im Anhang finden sich die 113 behandelten Formen mit dem Zitat der Erstbeschreibung und der Angabe der Typuslokalität.

References

Allen, G. M. (1939): A checklist of African Mammals. Bull. Museum of Comp. Zool. Vol. **83.**
Benazzou, T.; Genest-Villard, H. (1980): Une nouvelle espece de gerbille au Maroc: *Gerbillus hesperinus* Cabrera, 1906 (Rongeurs, Gerbillides). Mammalia **44,** 410–412.
Cockrum, E. L. (1976): On the status of the hairy-footed gerbil, *Gerbillus hirtipes* Lataste, 1881. Mammalia **40,** 523–526.
— (1977): Status of the hairy footed gerbil, *Gerbillus latastei* Thomas and Trouessart. Mammalia **41,** 75–80.
Cockrum, E. L.; Setzer, H. W. (1976): Types and type localities of North African rodents. Mammalia **40,** 633–670.
Cockrum, E. L.; Vaughan, T. C.; Vaughan, P. J. (1976a): *Gerbillus andersoni* de Winton, a species new to Tunisia. Mammalia **40,** 467–473.

— (1976b): A Review of North African short-tailed Gerbils *(Dipodillus)* with description of a new taxon from Tunisia. Mammalia **40**, 313–325.
Corbet, G. B. (1978): The Mammals of the Palaeartic Region. London: Brit. Mus., Nat. Hist.
Corbet, G. B.; Hill, J. E. (1980): A world list of mammalian species. Brit. Mus., Nat. Hist., and Cornell Univ. Press: London and Ithaca.
Ellerman, J. R. (1940): The Families and Genera of Rodents. London: Brit. Mus., Nat. Hist.
Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palaeartic and Indian Mammals. London: Brit. Mus., Nat. Hist.
Flynn, L. J. (1982): Variability of incisor enamel microstructure within *Gerbillus.* J. Mammalogy **63**, 162–165.
Harrison, D. L. (1956): Gerbils from Irag, with description of a new gerbil. J. Mammalogy **37**, 417–422.
— (1967): Observations on some rodents from Tunisia, with the description of a new Gerbil (Gerbillinae: Rodentia). Mammalia **31**, 381–389.
— (1972): The Mammals of Arabia. Vol. 3. London: Ernest Bern, Ltd.
Hubert, B. (1978): Caryotype de *Gerbillus pulvinatus* Rhoads, 1896 (Rongeurs, Gerbillides) de la vallee de l 'Omo (Ethiopie). Mammalia **42**, 225–228.
Hubert, B.; Bohme, W. (1978): Karyotype of *Gerbillus pyramidum.* I. Geoffroy (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal. Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist. no. 6, 38–40.
Jordan, R. G.; Davis, B. L.; Baccar, H. (1974): Karyotypic and morphometric studies of Tunisian *Gerbillus.* Mammalia **38**, 667–680.
Klaptocz, B. (1909): Beitrag zur Kenntnis der Säuger von Tripolis und Barka. Zool. Jb., Syst. **27**, 237–272.
Kock, D. (1978): Vergleichende Untersuchung einiger Säugetiere im südlichen Niger. Senckenbergiana Biol. **58**, 113–136.
Lataste, F. (1881): Mammiferes nouveaux d'Algerie. Le Naturaliste, 497–500.
— (1882a): Mammiferes nouveaux d'Algerie. Le Naturaliste, 27–28.
— (1882b): Mammiferes nouveaux d'Algerie. Le Naturaliste, 126–127.
— (1887): Notes sur differentes especes de l'ordre des Rongeurs observees en captivite. Actes Soc. Linn. Bordeaux **40**.
Lay, D. M. (1967): A study of the mammals of Iran. Fieldiana Zool. **54**, 1–282.
— (1972): The anatomy, physiology, functional significance and evolution of specialized hearing organs of gerbilline rodents. J. Morphol. **138**, 41–120.
— (1975): Notes on rodents of the genus *Gerbillus* (Mammalia: Muridae: Gerbillinae) from Morocco. Fieldiana Zool. **65**, 89–101.
Lay, D. M.; Agerson, K.; Nadler, C. F. (1975): Chromosomes of some species of *Gerbillus* (Mammalia: Rodentia). Z. Säugetierkunde **40**, 141–150.
Lay, D. M.; Nadler, C. F. (1969): Hybridization in the rodent genus *Meriones.* Cytogenetics **8**, 35–50.
Lay, D. M.; Nadler, C. F. (1975): A study of *Gerbillus* (Rodentia: Muridae) east of the Euphrates River. Mammalia **39**, 423–445.
Loche, C. (1867): Explor. Sci. de l'Algerie, Zool. Mamm. p. 109 (Original work not seen).
Matthey, R. (1952): Chromosomes sexuels multiples chez un Rongeur (*Gerbillus pyramidum* Geoffroy). Archiv der Julius-Klaus-Stiftung **27**, 163–166.
— (1953): Les chromosomes de Muridae. Rev. Suisse de Zool. **60**, 225–283.
— (1954a): Un cas nouveau de chromosomes sexuels multiples dans le genre *Gerbillus* (Rodentia-Muridae-Gerbillinae). Experientia **10**, 464–465.
— (1954b): Recherches sur les chromosomes des Muridae. Caryologia Pisa **6**, 1–44.
— (1955): Cytologie comparee et taxonomie chez les Microtinae. Rev. Suisse de Zool. **62**, 163–206.
Nevo, E. (1982): Genetic structure and differentiation during speciation in fossorial gerbil rodents. Mammalia **46**, 523–530.
Osborn, D. J.; Helmy, I. (1980): The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). Fieldiana Zool. New Ser. no. **5**.
Petter, F. (1956a): Characteres compares de *Gerbillus allenbyi* et de deux autres especes du sous-genre *Gerbillus.* Mammalia **20**, 231–235.
— (1956b): Evolution du dessin de la surface d'usure des molaires de *Gerbillus, Meriones, Pachyuromys* et *Sekeetamys.* Mammalia **20**, 419–426.
— (1959): Evolution du dessin de la surface d'usure des molaires des gerbillides. Mammalia **23**, 304–315.
— (1975): The Mammals of Africa: An identification manual. Part 6.3, subfamily Gerbillinae, pp. 7–12. Washington: Smithson. Inst.
Ranck, G. L. (1968): The rodents of Libya. Bull. U. S. National Mus. no. 275.
Sanborn, C.; Hoogstraal, H. (1953): Some mammals from Yemen and their ectoparasites. Fieldiana Zool. **34**, 229–252.

Schlitter, D. A.; Setzer, H. W. (1972): A new species of short-tailed gerbil *(Dipodillus)* from Morocco (Mammalia: Cricetidae: Gerbillinae). Proc. Biol. Soc. Washington **84,** 385–392.
Setzer, H. W. (1956): Mammals of the Anglo-Egyptian Sudan. Proc. U. S. National Mus. **106,** 447–587.
St. Girons, M. C.; Petter, F. (1965): Les Rongeurs du Maroc. Trav. de l'Inst. Sci. Cherifien, Ser. Zool. no. **31.**
St. Leger, J. (1931): A key to the families and genera of African rodentia. Proc. Zool. Soc. London **1931,** 964.
Thomas, O. (1901): On a collection of small mammals from the Upper Nile obtained by Mr. R. M. Hawker. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 7, **8,** 273–278.
— (1902a): On the mammals collected during the Whitaker Expedition to Tripoli. Proc. Zool. Soc. London, no. **2,** 2–13.
— (1902b): New species of *Dipodillus* and *Psammomys.* Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, **9,** 362–365.
— (1904): On some small mammals collected by Mr. A. M. Mackillingin in the Eastern Desert of Egypt. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 7, **14,** 155–159.
— (1908): New bats and rodents in the British Museum collection. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 8, Vol. **2,** 370–375.
— (1910): Further new African mammals. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 8, **5,** 197.
Thomas, O.; Trouessart, E. (1903): Note sur les rongeurs de Tunisie recueillis par M. marius Blanc. Bull. Soc. Zool. France **28,** 171–174.
Tranier, M. (1975): Originalite du caryotype de *Gerbillus nigeriae* (Rongeurs, Gerbillides). Mammalia **39,** 703–704.
Wahrman, J.; Gourevitz, P. (1972): Extreme chromosomal variability in a presumptive colonising rodent. Abstr. Jerusalem chromosome conf. p. 20.
— (1973): Extreme chromosome variability in a colonizing rodent. In: Chromosomes Today. Ed. by J. Wahrman and K. R. Lewis. New York, Toronto: John Wiley & Sons. Vol. **4,** 339–424.
Wahrman, J.; Zahavi, A. (1955): Cytological contributions to the phylogeny and classification of the rodent genus *Gerbillus.* Nature **175,** 600–602.
— (1958): Cytogenetic analysis of mammalian sibling species by means of hybridization. Proc. X Int. Cong. Genetics **2,** 304–305.
Wassif, K.; Lutfy, R. G.; Wassif, S. (1969): Morpholigical, cytological and taxonomical studies of the rodent genera *Gerbillus* and *Dipodillus* from Egypt. Proc. Egypt. Acad. Sci. **22,** 79–93.
Winton, W. E. de (1901): List of Mammals collected . . . principally near Shendi, on the Upper Nile, in 1901. Novit. Zool. **8,** 399.
Winton, W. E. de (1902): Descriptions of two new gerbils from Egypt. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, **9,** 45–47.
— (1903): List of mammals obtained by the Hon. N. Charles Rothschild and the Hon. Francis R. Henly in the Natroun Valley. Egypt. Novit. Zool. **10,** 283–284.
Zahavi, A.; Wahrman, J. (1957): The cytotaxonomy, ecology and evolution of the gerbils and jirds of Israel (Rodentia: Gerbillinae). Mammalia **21,** 341–380.

Author's address: Prof. Douglas M. Lay, Department of Anatomy, University of North Carolina, Chapel Hill, North Carolina 27514, M.S.A.

Untersuchungen zur ontogenetischen Entwicklung des Geruchssinnes bei der Hausmaus *(Mus musculus)*

Von U. Schmidt, M. Eckert und H. J. Schäfer

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 25. 2. 1983

Abstract

Investigations on the ontogenetic development of the olfactory sense in the house mouse (Mus musculus)

Studied was the development of olfaction with behavioural (preference test) and electrophysiological (registration of potentials from the Bulbus olfactorius) methods in albino mice (strain NMRI).

From the 4th day of life the siblings choose their own nesting materials more often than the odourless control.

The neural activity of the olfactory bulb increases very slowly during the first 10 days; between postnatal day 11 and 15 the amplitude of the potentials rises rapidly (in 15 to 18 day old mice the bulbar activity reaches about 80 % of adult activity); in the 4th week activity reaches gradually adult level. Till day 14 the activity of the bulb consists of irregular, low frequency potentials (up to 40 Hz). Starting from day 15 bulbar oscillations appear, that shift in the course of about 10 days from a low frequency range to the adult range (60 to 90 Hz). Neural reactions to nest odour were registered from postnatal day 13/14 on. These consist at first in a general increase of activity; after the third week the oscillation frequencies shift, as in adult mice, during odour stimulation to lower frequency values (by 5 to 10 Hz).

The electrophysiological data indicate that in laboratory mice the main olfactory system becomes functional at the end of the second week of life. The discrepancy between the behavioural and electrophysiological results is discussed.

Einleitung

Der Geruchssinn dient bei Nagetieren nicht nur der Orientierung und dem Auffinden und Erkennen der Nahrung, sondern greift auch in vielfältiger Weise in das Sozialleben ein (Doty 1976; Stoddart 1980). Schon in den ersten Lebenstagen bestimmen olfaktorische Einflüsse die Entwicklung der Jungtiere; so blockiert z. B. die Ausschaltung des Geruchssinnes das Wachstum neugeborener Mäuse (Cooper und Cowley 1976; Cowley 1980). Bei Ratten konnte nachgewiesen werden, daß sowohl eine Zerstörung der Riechschleimhaut mit Zinksulfat (Tobach et al. 1969; Alberts 1976), als auch ein gründliches Waschen der mütterlichen Zitzenregion (Blass et al. 1977; Bruno et al. 1980) das Auffinden der Zitzen verhindert. Wurde der Geruchssinn vor dem 14. Lebenstag irreversibel ausgeschaltet, so überlebten die Ratten nicht.

Obwohl Verhaltensbeobachtungen und -experimente zeigen, daß olfaktorische Reize frühzeitig aufgenommen und verwertet werden, bleibt weitgehend unklar, welches der olfaktorischen Systeme – Nervus trigeminus, Vomeronasalorgan oder olfaktorisches Hauptsystem – für diese Leistungen verantwortlich ist. Auch liegen nur wenige Daten über die physiologische Entwicklung des Geruchssinnes vor (Salas et al. 1969, 1970). Zudem sind die meisten Untersuchungen an Laborratten durchgeführt worden; diese Befunde können nur mit äußerstem Vorbehalt auf andere Nagerarten übertragen werden. Die hier beschriebenen Experimente sollen einige Aspekte in der zeitlichen Abfolge der Entwicklung des Riechsystems bei Labormäusen klären.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4806-0355 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 355–362

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Material und Methode

Versuchstiere

Als Versuchstiere (Vt) dienten Albinomäuse (Stamm NMRI) beiderlei Geschlechtes (je ca. 50 %). Die Würfe wurden einzeln in Kunststoff-Käfigen gehalten. Als Einstreu fand weißes Zellstoffmaterial Verwendung, das täglich gewechselt wurde; Preßfutter und Wasser standen ad lib. zur Verfügung. Als erster Lebenstag wurde von uns der Tag der Geburt definiert (manche Autoren bezeichnen den Geburtstag als Tag 0).

Olfaktorischer Präferenztest

Vom 1. bis 15. Lebenstag wurde die Präferenz zwischen Material aus dem eigenen Nest und identischem sauberen Zellstoff getestet. Beide Proben unterschieden sich nur olfaktorisch. Das Vt wurde auf einer gereinigten Glasplatte zwischen die beiden Papierhäufchen gesetzt (der Abstand entsprach der Kopf-Rumpf-Länge) und registriert, wie lange es während der 2minütigen Beobachtungszeit Kontakt mit dem jeweiligen Material hatte.

Die Präferenz wurde mit Hilfe von Reaktionszeit-Gruppen dargestellt, indem wir die Versuchstiere zusammenfaßten, die entweder keinen Kontakt mit dem jeweiligen Stimulus aufnahmen (Gruppe 0 in Abb. 1), bzw. sich bis zu 30 s (Gruppe 1), 31–60 s (Gruppe 2), 61–90 s (Gruppe 3) oder 91–120 s (Gruppe 4) in der entsprechenden Probe aufhielten. Die statistische Auswertung der definitiven Kontaktzeiten erfolgte mit einer 3fach-Varianzanalyse und anschließendem Duncan's multiple range Test (Harter 1960).

Elektrophysiologische Ableitungen vom Bulbus olfactorius

Dem in einer Halterung festgelegten Vt wurde unter Lokalanästhesie (Xylocain 4 %) eine bis auf die Spitze isolierte Wolframelektrode (Ø 50 µm) in das Zentrum eines Bulbus geschoben, und der Schaft der Elektrode mit Gewebekleber (Histacryl®) am Schädel fixiert. Die Potentiale zwischen Elektrode und ipsilateralem Ohr wurden nach Vorverstärkung (WPI DAM–5A) über ein elektronisches Filter (Krohn-Hite 3750; Bandpass-Filterung 10–110 Hz, 24 dB Abschwächung/Oktave) einem Computer (Nicolet MED-80) zugeführt und auf Diskette abgespeichert. Die Aufnahmezeit (sweep) dauerte jeweils 3 s. Zur on-line-Kontrolle diente ein Speicheroszillograph (Tektronix 5113).

Die Reizapplikation erfolgte mit Hilfe eines motorgetriebenen Spritzenolfaktometers (Vorschub: ca. 1 ml/s), dessen Kanüle (Ø 0,7 mm) 2 mm vor dem ipsilateralen Nasenloch endete. Als Duftreiz diente frisches Material aus dem eigenen Nest. Ein seitlicher Strom gefilterter Luft sowie ein Absaugtrichter über dem Vt sorgten für eine weitgehend duftfreie Umgebung im Kopfbereich.

Jedes Experiment begann mit der Aufzeichnung von 10 Kontrollen ohne Reiz (Normalaktivität); anschließend folgten 6–7 Durchgänge mit Nestgeruch. Die Registrierung erfolgte hierbei 1 s nach Beginn und 20 s nach Ende des Reizes (Reizdauer 4 s). Zwischen den Präsentationen lagen Pausen von min. 3 Minuten.

Die Computereinheit übernahm neben der Speicherung auch die Analyse der Signale. Je 5 sweeps eines Modus wurden aufsummiert und gemittelt (averaging) sowie eine Frequenzanalyse durchgeführt. Um eine bessere Vergleichbarkeit zu erreichen, wurden die Frequenzspektren (Powerspektren) über 5- bzw. 10-Hz-Intervalle integriert. Das Integral der gesamten Fläche (≙ Summe aller Digits) diente als Maß für die neurale Aktivität des Bulbus olfactorius.

Ergebnisse

Untersuchung der olfaktorischen Präferenz

Der Präferenztest wird in starkem Maße von den lokomotorischen Fähigkeiten der Jungtiere beeinflußt. In den ersten 3 Lebenstagen tritt ein Kontakt mit den Proben nur zufällig durch ungerichtete Bewegungen auf. Auch am 4. und 5. Lebenstag erscheint das Auffinden des Nestmaterials zufällig. Die statistisch längere Verweildauer deutet jedoch darauf hin, daß der Nestgeruch schon in diesem Alter wahrgenommen wird (Tab. 1).

Am Ende der ersten Lebenswoche nimmt die Bevorzugung des Nestmaterials zu; ab dem 7./8. Lebenstag finden im allgemeinen keine längerdauernden Kontakte mehr mit der duftfreien Kontrolle statt (Abb. 1). Nach dem Öffnen der Augen (ca. 14. Lebenstag) zeigen die Mäuse ein intensives Explorationsverhalten, was zu einer abnehmenden Verweildauer im Nestmaterial führt.

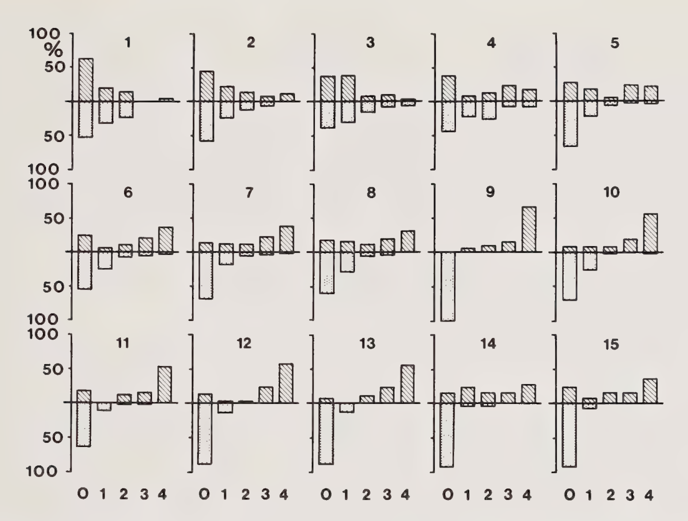


Abb. 1. Präferenztest. Wahl zwischen Nestmaterial (schraffierte Säulen) und duftfreiem Zellstoffmaterial (punktierte Säulen) während der ersten 15 Lebenstage bei Mäusen. *Ordinate:* Prozentanteil der Tiere, die eine bestimmte Zeit Kontakt mit dem jeweiligen Material hatten (Säule 0: kein Kontakt während der gesamten 120 s Versuchszeit; Säule 1: 1–30 s Kontakt; Säule 2: 31–60 s; Säule 3: 61–90 s; Säule 4: 91–120 s) (Tag 1–11: n = 48; Tag 12–15: n = 25)

Tabelle 1

Statistische Analyse des Präferenztestes

	$\overline{X}$	s	$\overline{X}$	s	$\overline{X}$	s	$\overline{X}$	s	$\overline{X}$	s
Tag	1		2		3		4		5	
positiv	16	26	30	36	24	29	46	43	47	42
negativ	16	20	16	24	26	32	25	35	12	27
unentschl.	96	27	78	34	74	33	49	38	61	41
p	–		–		–		*		**	
Tag	6		7		8		9		10	
positiv	65	44	65	45	57	41	91	27	81	41
negativ	16	26	11	23	9	17	0	0	7	18
unentschl.	39	35	42	38	54	38	29	27	33	39
p	**		**		**		**		**	
Tag	11		12		13		14		15	
positiv	75	42	84	39	86	34	54	43	60	47
negativ	4	13	1	4	2	6	3	10	1	2
unentschl.	41	39	35	38	31	33	63	41	60	47
p	**		**		**		*		*	

$\overline{X}$ = mittlere Zeit (s), die von den Tieren einer Altersgruppe im Nestmaterial (positiv) bzw. duftfreien Material (negativ) verbracht wurde oder in der sie keinen Kontakt mit einer der beiden Proben hatten (unentschl.) (gesamte Versuchsdauer / Tier und Tag = 120 s); S: Standardabweichung; p: Unterschiedswahrscheinlichkeit (Duncan's multiple range test), – ($p > 0,01$), * ($p < 0,01$), ** ($p < 0,001$)

Entwicklung der neuralen Aktivität des Bulbus olfactorius

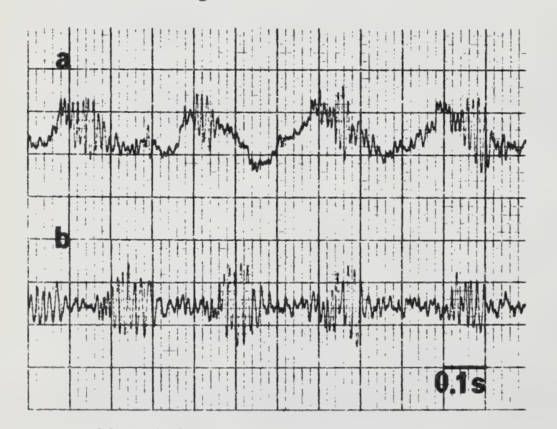
Bei Ableitungen mit relativ niederohmigen Elektroden werden Summenpotentiale registriert, die einen Ausdruck der neuralen Aktivität eines ausgedehnteren Gehirnareals darstellen. Die Aktivität des Bulbus olfactorius der adulten Maus ist charakterisiert durch ein atemsynchrones DC-Potential, dem in der Exspirationsphase höherfrequente Oszillationen aufgesetzt sind (Schmidt 1978) (Abb. 2). Bei unseren Registrierungen wurde das DC-Potential durch Filterung eliminiert.

Im Laufe der ontogenetischen Entwicklung verändert sich die Bulbusaktivität in zweierlei Weise: Zum einen nimmt die Amplitude der Potentiale im ersten Lebensmonat zu, zum anderen verändert sich ihr Frequenzgehalt.

Als Bezugssystem für die Entwicklung der Gesamtaktivität bei Jungtieren diente uns die Bulbusaktivität adulter ♂♂ Mäuse (≙ 100 %; n = 5). Während in den ersten 10 Lebenstagen nur eine langsame Zunahme der Aktivität (von ca. 5 % auf ca. 20 %) zu verzeichnen ist, setzt zwischen dem 10. und 15. Tag eine sprunghafte Entwicklung ein (Abb. 3). Bei der Gruppe der 15–18 Tage alten Tiere werden schon ca. 80 % der Adultaktivität registriert, die Adultwerte in den folgenden 2 Wochen allmählich erreicht.

Die Potentiale junger und adulter Vt unterscheiden sich in charakteristischer Weise durch ihre Frequenzzusammensetzung. Bei adulten Mäusen liegt das Frequenzmaximum zwischen 60 und 90 Hz; es wird durch den Frequenzgehalt der Oszillationen bestimmt. Bei sehr jungen Tieren dagegen sind nur niederfrequente Anteile zu finden. Die in Histogrammform dargestellten Powerspektren in Abb. 4 zeigen Beispiele der Frequenzentwicklung bei 5 Tieren unterschiedlichen Alters. Ab dem 15. Lebenstag tritt eine Trennung zwischen einem niederfrequenten und einem höherfrequenten Potentialanteil auf (Abb. 5), was auf die Ausbildung der Oszillationen zurückzuführen ist. Diese sind zunächst niederfrequent; im Laufe von 8–10 Tagen verlagern sich die Oszillationsfrequenzen in den Bereich der adulten Tiere.

Während der olfaktorischen Stimulation ist bei adulten Mäusen der Frequenzgehalt der Oszillationen niederfrequenter als in ungereiztem Zustand (C. Schmidt 1982). Abb. 6 zeigt diese Frequenzverschiebung (um ca. 10 Hz) bei Applikation von Nestgeruch im Vergleich zur Registrierung der Bulbusaktivität 20 s nach dem Reiz. Neben der Frequenzverschiebung kann sich bei Duftreiz auch die Amplitude der Potentiale verändern.



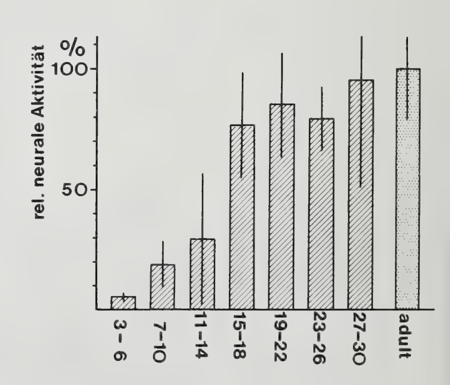


Abb. 2 (links). Neurale Aktivität des Bulbus olfactorius einer adulten Maus (je 4 Atemzüge). a: Band-Pass-Filter 0,1–110 Hz; b: Band-Pass-Filter 10–110 Hz (für die Experimente benutzte Filtereinstellung). – *Abb. 3 (rechts).* Entwicklung der neuralen Aktivität des Bulbus olfactorius bei Mäusen (Frequenzbereich der Potentiale 10–110 Hz). *Abszisse:* Altersgruppen (Lebenstage), n = 5–6 Vt / Gruppe; *Ordinate:* Prozentanteil der Bulbusaktivität der Jungtiere (schraffierte Säulen) relativ zur Aktivität adulter Mäuse (= 100 %, punktierte Säule) ($\bar{x} \pm s$)

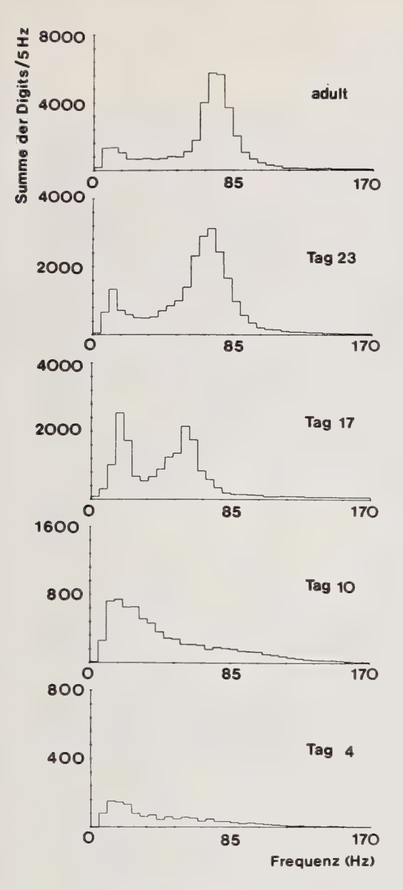


Abb. 4. Frequenzgehalt der Bulbuspotentiale individueller Mäuse verschiedenen Alters (adult, 23, 17, 10 und 4 Tage). Die Powerspektren sind über 5-Hz-Intervalle integriert; die Ordinaten weisen bei den verschiedenen Tieren einen unterschiedlichen Maßstab auf

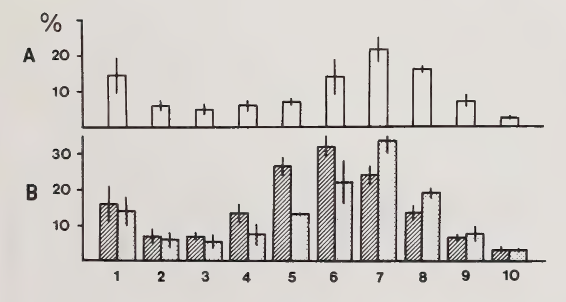


Abb. 6. Frequenzverteilung der Bulbuspotentiale bei adulten ♂♂ Mäusen (n = 5; $\bar{x} \pm s$). Das Powerspektrum ist über 10-Hz-Blöcke integriert (1: Frequenzblock 10–20 Hz; 2: 20–30 Hz etc.). *Ordinate:* Prozentanteil der Aktivität des jeweiligen Frequenzblockes (bezogen auf die Gesamtaktivität zwischen 10 und 110 Hz = 100 %). A: Frequenzverteilung beim Atmen reiner Luft; B: Frequenzspektrum während Stimulation mit Nestgeruch (schraffierte Säulen) und 20 s nach Duftreizung (punktierte Säulen)

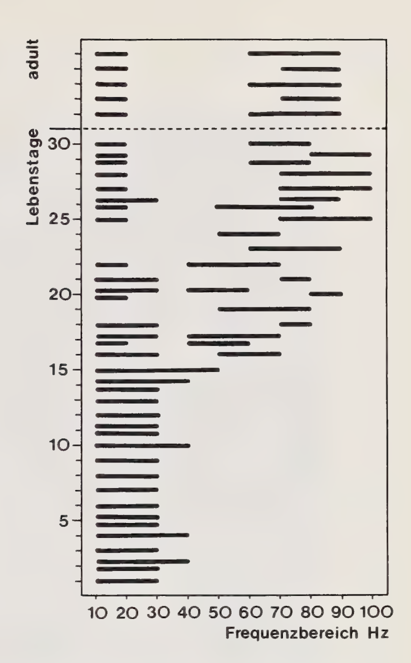


Abb. 5. Entwicklung der Hauptfrequenzbereiche der Bulbusaktivität. Die Balken kennzeichnen bei jedem Vt jeweils die 10-Hz-Frequenz-Blöcke, in denen die Aktivität 12 % der Gesamtaktivität übersteigt (gesamter Frequenzbereich 10–110 Hz)

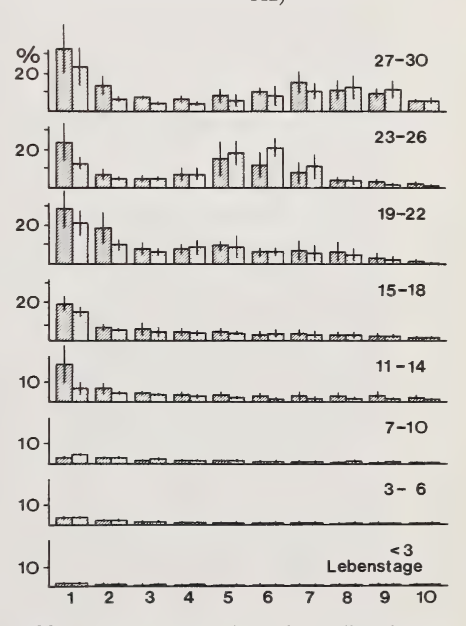


Abb. 7. Frequenzverteilung der Bulbusaktivität während Stimulation mit Nestgeruch (schraffierte Säulen) und 20 s nach dem Duftreiz (punktierte Säulen) bei verschiedenen Altersgruppen. *Ordinate:* Prozentanteil der neuralen Aktivität im jeweiligen Frequenzbereich (die Gesamtaktivität adulter Mäuse wurde als 100 % gesetzt; vergl. Abb. 6). Die senkrechten Striche in den Säulen geben die Standardabweichung an

In den ersten 12 Lebenstagen kann eine neurale Reaktion auf olfaktorische Stimuli nicht nachgewiesen werden; erste Reizantworten treten am 13./14. Lebenstag auf. Bei den in Altersgruppen von je 4 Tagen zusammengefaßten Jungtieren (Abb. 7) stellt sich in der Gruppe „11–14 Tage" diese Reaktion als eine Aktivitätserhöhung im 10- bis 20-Hz-Bereich dar. Die beiden ältesten Gruppen zeigen ebenfalls deutliche Reizantworten. Wie bei den adulten Tieren verschiebt sich hier das Frequenzmaximum während der Stimulation um 5–10 Hz in den niederfrequenteren Bereich. Im Übergangsstadium (15–22 Tage), in dem sich die Oszillationen ausbilden, finden sich vor allem Aktivitätserhöhungen (Frequenzverschiebungen lassen sich aufgrund der großen interindividuellen Variabilität nicht darstellen). Eine Einzelanalyse der Daten läßt erkennen, daß im Laufe der Ontogenie zwei unterschiedliche Reaktionstypen auftreten: Ab dem 13. Lebenstag findet man während der olfaktorischen Stimulation mit Nestgeruch eine Aktivitätserhöhung, nach der 3. Lebenswoche setzt bei Duftapplikation eine Frequenzverschiebung der Oszillationen ein, die im Alter von ca. 30 Tagen Adultwerte erreicht.

Diskussion

Die funktionelle ontogenetische Entwicklung der sensorischen Systeme verläuft bei der Hausmaus sehr langsam (GOTTLIEB 1971). Erst zwischen dem 9. und 14. Lebenstag lassen sich erste Reaktionen auf akustische Reize (Preyer-Reflex) feststellen, auch die ersten akustisch evozierten cochleären Potentiale sind in diesem Alter ableitbar (ALFORD und RUBEN 1963). Visuelle Verhaltensantworten (negativer Phototropismus) (CROZIER und PINCUS 1937) und durch Licht evozierte Retinapotentiale (NOELL 1958) können ab dem 10. bzw. 11. Tag registriert werden.

Sowohl im akustischen als auch im visuellen Bereich treten anfangs nur bei extrem starken Reizen Verhaltensreaktionen auf, die außerdem noch recht undifferenziert sind. Ganz andere Verhältnisse finden sich im olfaktorischen Bereich: Sobald junge Mäuse motorisch in der Lage sind, gezielte Bewegungen auszuführen (FOX 1967), läßt sich auch eine geruchliche Präferenz nachweisen. Spätestens am 5. Lebenstag ist die Fähigkeit zur Wahrnehmung des Nestgeruches ausgebildet.

Überraschend groß ist die Diskrepanz zwischen den frühzeitig auftretenden olfaktorisch beeinflußten Verhaltensreaktionen und der sehr langsamen Entwicklung der neuralen Aktivität des Riechhirns. Die kritische Entwicklungsphase scheint hier zwischen dem 10. und 15. Lebenstag zu liegen. In diesem Alter nimmt die Aktivität des Bulbus olfactorius sprunghaft zu, es lassen sich erste neurale Antworten auf Duftreize registrieren, und am Ende dieser Phase treten die für Bulbuspotentiale typischen Oszillationen auf. In diesem, durch das Öffnen der Augen und allmähliche Selbständigwerden der Jungtiere charakterisierten Lebensabschnitt (WILLIAMS und SCOTT 1953) müssen die verschiedenen sensorischen Systeme erstmals zu großen Differenzierungsleistungen befähigt sein. Die Reifung des Geruchssinnes ist jedoch am 15. Lebenstag noch nicht abgeschlossen. Die Ausbildung der Oszillationen und der neuralen Reaktion auf Nestgeruch zeigt, daß frühestens in der 4. Lebenswoche Verhältnisse wie bei adulten Mäusen erreicht werden.

Für die Diskrepanz zwischen Verhalten und Elektrophysiologie bieten sich verschiedene Erklärungsmöglichkeiten an: 1. die Perzeption von Düften erfolgt in den ersten Lebenstagen nicht mit Hilfe des olfaktorischen Hauptsystems, sondern über das Vomeronasalorgan (oder den N. trigeminus); 2. nur sehr kleine Anteile des Hauptsystems sind frühzeitig funktionsfähig (die Aktivität eines eng begrenzten Bulbusareals läßt sich mit unserer Methode nicht nachweisen). Für die erste Möglichkeit spricht, daß (bei Ratten) das akzessorische Geruchssystem schneller reift als das Hauptsystem (SMITH 1935; HINDS 1968; ALBERTS 1976, 1982). Morphologisch erscheint das Vomeronasalorgan auch bei der Maus schon in den ersten Lebenstagen funktionsfähig (Abb. 8). HINDS und HINDS (1976)

schließen aus ihren Untersuchungen zur Synaptogenese im Bulbus olfactorius allerdings, daß auch das Hauptsystem schon am Tag der Geburt die Verarbeitung olfaktorischer Reize erlaubt. Neuste Untersuchungen an neugeborenen Ratten geben Hinweise darauf, daß kleine Teile des Hauptsystems schon kurz nach der Geburt auf Duftreize reagieren (SHEPHERD mdl., ECRO-Kongreß, Regensburg 1982). So ließen sich bei Stimulation mit Zitzengeruch wenige, allerdings sehr große Glomeruli (macro-glomerular-complex), die unmittelbar neben dem Bulbus olfactorius accessorius liegen, mit 2-D-Glucose markieren. Diese Befunde sprechen für eine, an die Bedürfnisse des Neugeborenen angepaßte Spezialisation des olfaktorischen Systems. Weitere Untersuchungen müssen klären, ob auch bei Mäusen ähnliche Verhältnisse vorliegen.

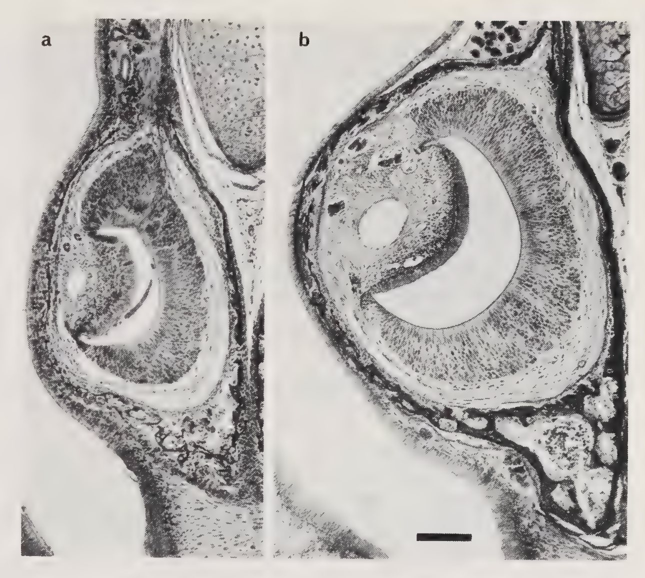


Abb. 8. Querschnitt durch Vomeronasalorgan. a: 3 Tage alte Maus; b: 15 Tage alt; Balken = 100 µm

Danksagung

Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft für finanzielle Unterstützung, Frau K. MARTENSMEIER für technische Assistenz.

Zusammenfassung

Bei Albinomäusen (Stamm NMRI) wurde die Entwicklung des Geruchssinnes mit verhaltens- und elektrophysiologischen Methoden untersucht.

In Präferenztests zogen die jungen Mäuse ab dem 4. Lebenstag ihr eigenes Nestmaterial duftfreiem Kontrollmaterial vor.

Die neurale Aktivität des Bulbus olfactorius nimmt während der ersten 10 Lebenstage nur langsam zu; eine sprunghafte Entwicklung findet zwischen dem 10. und 15. Tage statt (die Bulbusaktivität 15 bis 18 Tage alter Mäuse erreicht ca. 80 % der neuralen Aktivität adulter Tiere); in der 4. Lebenswoche werden allmählich Adultwerte erreicht. Ab dem 15. Tag lassen sich die für Bulbuspotentiale typischen Oszillationen registrieren. Sie sind anfangs niederfrequent; im Laufe von ca. 10 Tagen erfolgt eine Verlagerung in den Frequenzbereich adulter Tiere (60–90 Hz). Bei Stimulation mit Nestgeruch treten ab Tag 13/14 neurale Reaktionen auf. Anfangs äußern sie sich in einer allgemeinen Erhöhung der Bulbusaktivität, nach der 3. Woche in einer Verschiebung der Oszillationsfrequenzen um 5 bis 10 Hz in den niederfrequenteren Bereich.

Die elektrophysiologischen Experimente deuten darauf hin, daß das olfaktorische Hauptsystem bei Labormäusen am Ende der zweiten Lebenswoche funktionsfähig wird. Die Diskrepanz zwischen Verhaltens- und elektrophysiologischen Ergebnissen wird diskutiert.

Literatur

ALBERTS, J. R. (1976): Olfactory contributions to behavioral development in rodents. In: Mammalian olfaction, reproductive processes, and behavior. Ed. by R. L. DOTY. New York, London: Academic Press. 67–94.

— (1982): Ontogeny of olfaction: issues and perspectives from contemporary research. In: Olfaction and endocrine regulation. Ed. by W. BREIPOHL. London: IRL Press Ltd. 161–172.

Alford, B. R.; Ruben, R. J. (1963): Physiological, behavioral and anatomical correlates of the development of hearing in the mouse. Ann. Otol., Rhinol., Laryngol. **72**, 237–247.
Blass, E. M.; Teicher, M. H.; Cramer, C. P.; Bruno, H. P.; Hall, W. G. (1977): Olfactory, thermal, and tactile controls of suckling in preauditory and previsual rats. J. Comp. Physiol. Psychol. **91**, 1248–1260.
Bruno, J. P.; Teicher, M. H.; Blass, E. M. (1980): Sensory determinants of suckling behavior in weanling rats. J. Comp. Physiol. Psychol. **94**, 115–127.
Cooper, A. J.; Cowley, J. J. (1976): Mother infant interaction in mice bulbectomised early in life. Physiol. Behav. **16**, 453–459.
Cowley, J. J. (1980): Growth and maturation in mice *(Mus musculus)*. Symp. zool. Soc. Lond. **45**, 213–250.
Crozier, W. J.; Pincus, G. (1937): Photic stimulation of young rats. J. Gen. Psychol. **17**, 105–111.
Doty, R. L. (1976): Mammalian olfaction, reproductive processes, and behavior. New York, London: Academic Press.
Fox, W. M. (1965): Reflex-ontogeny and behavioural development of the mouse. Anim. Behav. **13**, 234–241.
Gottlieb, G. (1971): Ontogenesis of sensory function in birds and mammals. In: The biopsychology of development. Ed. by E. Tobach, L. R. Aronson. E. Shaw. New York, London: Academic Press. 67–128.
Harter, H. L. (1960): Critical values for Duncan's new multiple range test. Biometrics **16**, 621–685.
Hinds, J. W. (1968): Autoradiographic study of histogenesis in the mouse olfactory bulb. I. Time of origin of neurons and neuroglia. J. Comp. Neurol. **134**, 287–304.
Hinds, J. W.; Hinds, P. L. (1976): Synapse formation in the mouse olfactory bulb. I. Quantitative studies. J. Comp. Neurol. **169**, 15–40.
Noell, W. K. (1958): Studies on visual cell viability and differentiation. Ann. N. Y. Acad. Sci. **74**, 337–361.
Salas, M.; Guzman-Flores, C.; Schapiro, S. (1969): An ontogenetic study of olfactory bulb electrical activity in the rat. Physiol. Behav. **4**, 699–703.
Salas, M.; Schapiro, S.; Guzman-Flores, C. (1970): Development of olfactory bulb discrimination between maternal and food odors. Physiol. Behav. **5**, 1261–1264.
Schmidt, Christel (1982): Behavioural and neurophysiological studies of the olfactory sensitivity in the albino mouse. Z. Säugetierkunde **47**, 162–168.
Schmidt, U. (1978): Evoked-potential measurements of olfactory thresholds of laboratory mice *(Mus musculus)* to carboxylic acids. Chem. Sens. Flav. **3**, 177–182.
Smith, C. G. (1935): The change of volume of the olfactory and accessory bulb of the albino rat during postnatal life. J. Comp. Neurol. **61**, 477–508.
Stoddart, D. M. (1980): Olfaction in mammals. New York, London: Academic Press.
Tobach, E.; Rouger, Y.; Schneirla, T. C. (1969): Development of olfactory function in the rat pub. Amer. Zoologist **7**, 792–793.
Williams, E.; Scott, J. P. (1953): The development of social behaviour patterns in the mouse in relation to natural periods. Behaviour **6**, 35–64.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. Uwe Schmidt, Martin Eckert und Hans Joachim Schäfer, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Systematic implications of non-geographic variation in the Spiny rat genus *Proechimys* (Echimyidae)

By J. L. Patton and Mary Anne Rogers

Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley

Receipt of Ms. 1. 3. 1983

Abstract

Intrapopulation variation due to sex and age components is examined for 23 morphometric variables of the skin and skull for the spiny rat, *Proechimys brevicauda* Gunther. Secondary sexual variation is virtually non-existent, but age variation is extensive. Age accounts for an average of 25 percent of the total variance within variables among the age categories of reproductively active adults, with some variables exhibiting up to 50 percent age related variation. The effect of this high degree of age variation on exhibited patterns of geographic variation within *P. brevicauda* in northern Peru is examined, as is the effect of age variation on the ability to discriminate sympatric species of spiny rats in the western Amazon.

Introduction

Echimyid rodents of the genus *Proechimys* are one of the taxonomically more poorly understood groups of neotropical mammals. Only a few studies have been successful in recognizing the number of taxa sympatric at any single locality (e.g. Patton and Gardner 1972), and no study has yet been successful in following geographic character trends within a clearly definable taxon over any but the shortest of distances. Part of the reason for this situation was aptly summarized by Oldfield Thomas (1928: 262) more than 50 years ago; his often quoted statement remains true today: "The bewildering instability of the characters of these spiny rats makes it at present impossible to sort them according to locality into separate species, subspecies, or local races. . . . I confess myself defeated in any attempt at present to distinguish the local races."

The first step in the recognition of geographic units is to understand levels of within-population variability due to age, sex, or other factors for those morphometric characters standardly used in mammalian systematic studies. The "bewildering instability of characters" to which Thomas alludes is likely due, in part, to confusion between non-geographic and geographic components of character variation in the genus. Few attempts have been made in studies of *Proechimys* systematics to estimate these non-geographic components of variation, probably because of inadequate sample sizes of clearly recognizable single taxa. For example, while Martin (1970) found secondary sexual variation to be non-significant in a population of *P. "guyannensis"* from Bolivia, and calculated coefficients of variation within tooth wear categories for 18 mensural variables, he did not examine the direct effects of age per se on expressed population variability for these characters. We report here on an analysis of age and sex variation for a population of *P. brevicauda* Gunther from northern Peru and comment on systematic difficulties in the genus which arise as a result of non-geographic components of character variation.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4806-0363 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 363–370

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Materials and methods

173 specimens of *Proechimys brevicauda,* collected from the vicinity of Huampami, Rio Cenepa, Depto. Amazonas, Peru, 215 m. (Long 78.17° W, Lat. 4.47° S) during July and August 1977 and 1978, were available for analysis. Individuals were identified by the combined cranial, bacular, coloration, and plantar surface characters established earlier (Patton and Gardner 1972). [The name *P. brevicauda* Gunther is herein used for that taxon identified as *P. longicaudatus* (Rengger) by Patton and Gardner (1972). This application is based on the examination by one of us (JLP) of the lectotype (BM(NH) 69.3.31.7) chosen by Thomas (1900: 301) for Gunther's *brevicauda.*]

Four external and 19 cranial dimensions were recorded for all individuals, as follows: 1. head and body length (HBL); 2. tail length (TL); 3. hind foot length (HFL); 4. ear height (EH); 5. greatest length of skull (GSL); 6. zygomatic breadth (ZB); 7. palatal length A (taken from posterior margin of incisors to anteriormost point of post-palatal notch-PLA); 8. palatal length B (taken from anterior margin of PM4-alveolus to anteriormost point of post-palatal notch-PLB); 9. mastoid breadth (MB); 10. rostral breadth (greatest breadth of rostrum at maxillary-premaxillary suture (RB); 11. basilar length of Hensel (BaL); 12. cranial depth (CD); 13. rostral depth (RD); 14. alveolar length of upper tooth row (MTRL); 15. natal length (NL); 16. least interorbital constriction (IOC); 17. rostral length (RL); 18. maxillary breadth (MaxB); 19. diastema length (D); 20. length of incisive foramen (IFL); 21. length of tympanic portion of auditory bulla (BuL); 22. post-palatal cranial length (PPL); and 23. width of the mesopterygoid fossa (MFW). Unless otherwise noted, measurements taken are described in Cockrum (1960); cranial dimensions are illustrated in Fig. 1. External dimensions were ta-

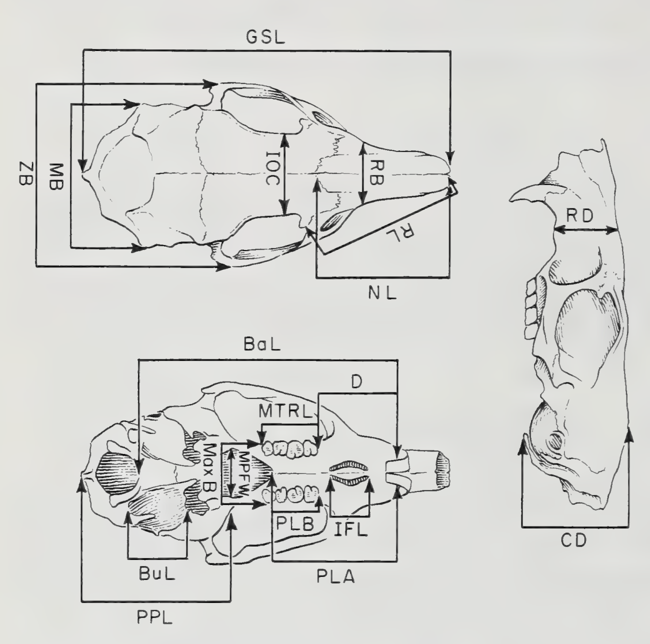


Fig. 1. Position of 19 cranial dimensions taken on skulls of *Proechimys brevicauda* Gunther (see text for explanation of dimensional abbreviations)

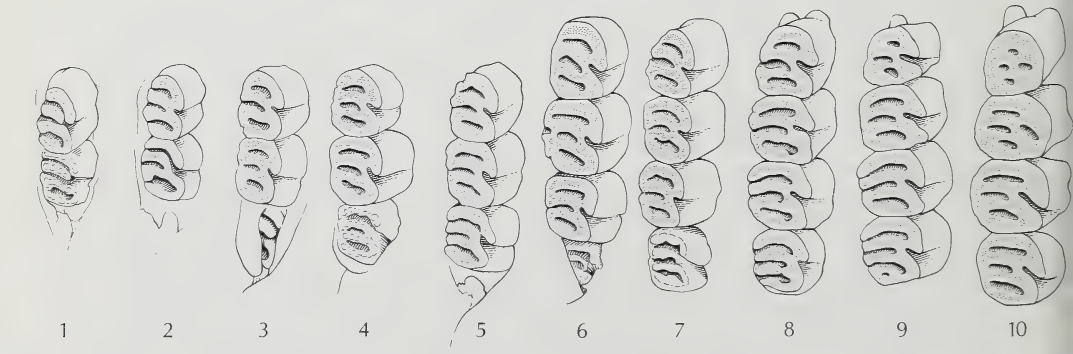


Fig. 2. Right maxillary toothrow of *Proechimys brevicauda* Gunther, illustrating wear patterns and eruption sequence for ten age categories (see text for complete description)

ken from specimen labels (all specimens measured in the field by JLP); cranial variables were taken with dial calipers graduated to 0.05 mm.

Age categories are based on tooth eruption and occlusal surface wear criteria, as follows (see Fig. 2): Age 1 – PM^4 erupted and worn, M^1 – exposed but unworn; Age 2 – M^1 worn, M^2 undeveloped; Age 3 – M^2 exposed in alveolus but unerupted; Age 4 – M^2 erupted but unworn; Age 5 – M^2 worn, M^3 undeveloped; Age 6 – M^3 exposed in alveolus but not erupted; Age 7 – M^3 erupted but unworn; Age 8 – M^3 worn, flexi on PM^4 not completely isolated; Age 9 – flexi on PM^4 and M^1 isolated; Age 10 – primary flexus on PM^4 isolated or obliterated.

The Statistical Packages for Social Sciences (SPSS: Nie et al. 1975) was used for computation of standard descriptive statistics for all variables. Straney's (1978) variance partitioning program (VARCOMP) was used to estimate sex, age, interaction, and error (=residual) components of variation for each variable. This method permits the determination of the proportion of total population variation due to each of these effects. Two separate variance analyses were performed; the first grouped adjacent age classes into five categories (age 1 and 2, 3 and 4, and so forth) in order to provide sufficient sample sizes for the lower age classes, and the second considered only variation within the "adult" age classes (8 through 10).

Results and discussion

Tooth wear categories and chronological age

Inherent difficulties with all ageing techniques based on tooth wear categories are that the classes established may not be concordant with chronological age, may be affected by diet, health, and habitat, and do not represent parametric variables. The relationship of the 10 age classes defined here to those used by other workers on *Proechimys* (e.g., Moojen 1948; Martin 1970; Fleming 1971), along with estimates of their correspondence to chronological age, are given in Table 1.

Table 1

Relationship of tooth eruption/wear age categories for *Proechimys brevicauda* Gunther to age categories used by other workers on the genus, and to probable chronological age

Following Fleming (1971) and Maliniak and Eisenberg (1971)

		Tooth eruption/Wear classes		
this study	Moojen (1948)	Martin (1970)	Fleming (1971)	estimated chronological age
1			–	
2	juvenile	I	–	
3			–	
4		II		
5			J2	
6	adolescent	III	J3	< 6 months
7			0	
8	adult	IV	1	
9			2–3	18 months
10	senile	V	4–6	

For *P. brevicauda,* completion of the subadult molt into adult pelage is accomplished by Age Class 6. Females showed first evidence of breeding (i.e., pregnancies) at Age Class 5, when still in partial juvenile pelage, and at a chronological age of from 3 to 5 months (see Maliniak and Eisenberg 1971). By Age Class 7, 57 percent of all females were either pregnant or parous (N=7), and by Age Class 8, 95 percent (N=37) had reproduced at least once. Reproductive activity among males was not evidenced until Age Class 7. 33 percent (N=6) of these males had enlarged testes, swollen seminal vessicles, and motile sperm in the epididymis. In contrast, 85 percent of Age Class 8 males (N=31) were reproductively competent by these criteria. Clearly, therefore, while female *P. brevicauda*

may begin breeding at a slightly earlier age than males, both sexes reach an equivalent degree of reproductive maturity at the same tooth wear age class. The greatest shift in the proportion of mature individuals per age grouping occurs between age classes 7 and 8; this corresponds to the division used by other workers to distinguish adolescent or juvenile from adult specimens (see Table 1), and will be used as a similar dividing line here.

Characters and components of variation

Descriptive statistics for the 23 variables examined (mean, standard deviation, and coefficient of variation) are given in Table 2. The proportion of variance attributable to sex, age, and error over the 23 variables examined is given in Table 3. Obviously, age accounts for the majority of character variance when all age categories are considered (mean, 80 percent). Significantly, however, even when the analysis is restricted to the three "adult" age classes (ages 8–10), the proportion of variance due to age is still substantial (mean over all characters is 24.5 percent, range from 0.0 to 50.9 percent, Table 3). In over one-half of the characters (12 of 23) age accounts for more than 25 percent of the variance exhibited in the adult age classes. In both analyses, secondary sexual variation makes no contribution to the variance in the characters, and the interaction between sex and age is thus minimal to non-existent.

These data are similar to those provided by Martin (1970: 7; analysed in Straney 1978: 5) for *Proechimys "guyannensis"* from San Ignacio, Bolivia, where the average contribution to total variance for three characters (ZB, RD, and MaxB) of sex, age, and error was 0.0, 74.8, and 21.0 percent, respectively. For *P. brevicauda,* the average contribution to variation in these same three characters is 0.0, 81.1, and 18.7 percent (Table 3). Thus, while Straney (1978: 5) commented that the pattern of variance partitioning, particularly with regard to a very large age component among adult specimens, for *Proechimys* was unusual among the rodent taxa he examined, this pattern appears rather characteristic for the genus as a whole. Why this might be so remains to be determined, but the rather large within-population age component to adult variation does have potential consequences for systematic studies in the group.

Significance of age variation to systematics of *Proechimys*

A substantial age component in most mensural characters of *Proechimys,* even among individuals clearly adult by growth or reproductive criteria, makes many of the characters standardly employed in systematic analyses of small mammals of questionable value in this genus. In order to examine the potential significance of this problem for *Proechimys* systematics, two additional analyses were performed. The first examined the extent of within-population character variation due to age relative to that between populations over a limited geographic area of a single species. The second analysis assessed the actual importance of within-species age variation to the between-species discrimination of individual specimens.

For the first of these two analyses, Straney's (1978) VARCOMP program was used to examine variance components due to age and geography for four samples of *P. brevicauda* from northern Peru. While most of the variation was residual (62.4 %; range 44.7–83.6), that proportion due to differences between the two ages 8 and 9 alone (10.2 %; range 8.1–15.5) was nearly as great as the between-locality geographic component (18.5 %; range 9.7–23.2). The extent of age variation for several characters (e.g., GSL, PLB, and BaL) was as great as the geographic differences exhibited by the same characters. The examination of equivalent specific age classes in geographic variation analyses for *Proechimys* species thus appears to be quite important.

To examine the potential impact of age variation to species level taxonomic comparisons

Table 2

Summary of variation across age classes of *Proechimys brevicauda* Gunther for 23 mensural variables, including the mean – standard deviation and coefficient of variation for both males (above) and females (below)

See text for explanation of variable abbreviations

	Age class (sample size)							
Variable	1 + 2 (9♂; 6♀)	3 + 4 (8♂; 7♀)	5 + 6 (13♂; 18♀)	7 + 8 (37♂; 44♀)	9 + 10 (11♂; 20♀)	8 (31♂; 37♀)	9 (10♂; 11♀)	10 (1♂; 9♀)
HBL	145.7–3.72	158.8–5.49	180.6–8.23	231.5–4.48	253.4–4.42	233.0–5.02	253.7–4.93	251.0
	7.66	8.47	15.11	10.95	5.51	11.39	5.83	–
	141.7–9.75	146.7–1.93	192.3–2.79	222.2–2.54	247.6–2.82	226.5–2.44	240.6–3.55	252.4–3.97
	16.86	32.15	6.15	6.76	5.10	5.70	4.17	4.72
TL	86.2–3.35	99.7–5.74	123.8–2.74	155.5–2.62	163.3–2.65	158.4–2.33	163.3–2.96	163.0
	11.65	14.10	7.33	9.51	5.13	7.78	5.44	–
	85.3–6.61	97.0–6.17	122.0–2.38	141.7–1.86	149.6–2.62	144.7–1.90	148.3–3.69	151.8–3.67
	18.96	15.58	8.04	7.75	6.31	6.94	7.04	5.40
HFL	37.4–0.85	39.8–0.94	44.9–1.02	51.9–0.37	53.0–0.33	52.3–0.38	53.1–0.35	52.0
	6.82	6.69	8.24	4.29	2.07	4.08	2.07	–
	36.0–1.93	39.4–1.13	44.7–0.59	48.9–0.43	49.9–0.48	49.6–0.30	49.2–0.64	50.7–0.65
	13.15	7.59	5.59	5.75	4.28	3.59	4.34	3.82
EH	17.8–0.60	19.3–0.31	21.3–0.50	22.5–0.17	23.2–0.33	22.7–0.18	23.3–0.34	22.0
	10.05	4.61	8.44	4.63	4.65	4.24	4.55	–
	18.0–0.73	18.1–0.46	20.7–0.23	22.1–0.16	22.7–0.29	22.2–0.18	22.5–0.34	22.9–0.51
	9.94	6.70	4.62	4.78	5.74	4.88	.00	6.71
GSL	39.66–1.06	42.31–0.89	47.89–0.68	57.21–0.69	60.62–0.88	57.77–0.69	60.04–0.82	63.50
	7.70	5.94	4.74	5.78	3.57	5.35	3.05	–
	39.97–1.10	42.34–1.29	48.46–0.66	55.18–0.54	58.05–0.46	55.89–0.49	57.33–0.47	58.67–0.69
	6.75	8.04	5.06	4.91	2.84	4.03	2.01	3.13
ZB	20.87–0.44	21.93–0.48	24.07–0.24	26.90–0.22	27.50–0.15	27.22–0.22	27.56–0.16	27.00
	6.33	5.82	3.47	4.80	1.76	4.28	1.73	–
	20.40–1.20	21.73–0.45	24.25–0.25	26.44–0.16	27.82–0.24	26.89–3.08	27.45–0.26	28.23–0.38
	14.39	5.49	4.31	4.03	3.73	3.08	3.03	4.01
PLA	13.18–0.29	14.53–0.32	16.89–0.29	19.92–0.15	22.55–0.16	20.92–0.18	22.05–0.22	24.00
	6.49	6.22	6.10	7.42	5.54	6.67	3.17	–
	13.05–0.33	14.49–0.30	17.05–0.25	19.19–0.13	21.67–0.12	20.05–0.18	21.38–0.28	21.99–0.17
	8.43	7.01	6.03	6.91	4.76	5.39	4.40	2.26
PLB	5.12–0.09	5.78–0.12	6.39–0.16	7.90–0.09	8.52–0.18	7.95–0.11	8.40–0.15	9.70
	6.49	6.22	6.10	7.42	5.54	6.67	3.17	–
	5.05–0.22	5.70–0.21	6.66–0.10	7.52–0.09	8.37–0.13	7.59–0.10	8.37–0.21	9.37–0.15
	10.83	9.66	6.25	7.81	6.88	7.89	8.10	5.51
MB	16.66–0.26	17.25–0.26	18.59–0.22	21.07–0.23	21.66–0.14	21.27–0.27	21.65–0.15	21.80
	4.34	4.23	4.23	6.68	2.10	6.82	2.20	–
	16.45–0.58	17.42–0.40	18.82–0.17	20.40–0.12	21.36–0.17	20.57–0.11	20.97–0.14	21.82–0.28
	8.58	6.14	3.72	3.88	3.61	3.21	2.24	3.81
RB	7.40–0.10	7.51–0.18	8.42–0.09	9.40–0.09	9.61–0.10	9.52–0.09	9.53–0.07	10.40
	3.94	5.67	3.73	6.00	3.47	5.29	2.27	–
	6.87–0.32	7.30–0.18	8.31–0.09	9.31–0.09	10.04–0.10	9.47–0.07	9.82–0.12	10.31–0.12
	11.57	6.00	4.40	6.20	4.41	4.44	3.99	3.41
BaL	26.99–0.64	30.70–1.44	33.15–0.43	40.10–0.41	43.34–0.49	40.65–0.42	43.13–0.49	45.20
	6.72	13.29	4.69	6.02	3.54	5.58	3.42	–
	26.25–1.62	29.34–0.99	33.96–0.37	38.60–0.30	41.73–0.28	39.12–0.10	41.13–0.29	42.39–0.40
	15.08	8.97	4.51	5.04	2.90	4.05	2.23	2.80

Table 2 (continued)

Variable	Age class (sample size)							
	1 + 2 (9♂; 6♀)	3 + 4 (8♂; 7♀)	5 + 6 (13♂; 18♀)	7 + 8 (37♂; 44♀)	9 + 10 (11♂; 20♀)	8 (31♂; 37♀)	9 (10♂; 11♀)	10 (1♂; 9♀)
CD	13.85–0.20	14.36–0.14	15.14–0.10	15.56–0.11	16.92–0.17	16.72–0.10	16.89–0.19	17.20
	4.16	2.83	2.48	3.86	3.15	3.28	3.29	–
	13.73–0.32	14.26–0.22	15.40–0.11	16.39–0.09	17.03–0.12	16.54–0.09	16.77–0.15	17.31–0.15
	5.67	4.13	2.82	3.71	3.17	3.21	2.91	2.67
RD	6.98–0.17	7.56–0.17	8.59–0.12	10.36–0.11	10.96–0.13	10.51–0.12	10.91–0.14	11.50
	7.09	6.44	4.95	6.70	4.04	6.19	3.92	–
	6.75–0.38	7.44–0.28	8.72–0.10	9.73–0.08	10.57–0.10	9.85–0.08	10.40–0.15	10.77–0.11
	13.89	9.96	4.61	5.39	4.41	4.69	4.87	3.12
MTRL	5.30–0.51	6.85–0.21	7.81–0.40	9.37–0.07	9.46–0.11	9.38–0.07	9.39–0.10	10.20
	16.77	6.14	13.61	4.28	3.96	4.39	3.19	–
	5.28–0.55	7.00–0.20	7.68–0.29	9.21–0.05	9.37–0.07	9.24–0.05	9.40–0.09	9.32–0.11
	20.67	9.96	11.84	3.54	3.26	3.46	3.23	3.43
NL	13.38–0.41	14.73–0.42	17.22–0.35	21.61–0.31	23.39–0.39	21.97–0.32	23.17–0.36	25.60
	8.61	8.10	7.08	8.52	5.55	8.07	4.88	–
	12.92–1.01	14.41–0.70	17.74–0.26	20.70–0.21	22.64–0.23	20.78–0.20	22.54–0.41	22.74–0.21
	19.14	12.86	5.84	6.26	4.22	5.44	5.46	2.78
IOC	9.68–0.15	10.21–0.23	10.68–0.15	11.73–0.14	12.05–0.17	11.80–0.16	12.01–0.18	12.40
	4.59	5.91	4.96	6.72	4.54	7.11	4.69	–
	9.30–0.29	10.01–0.27	10.70–0.11	11.51–0.14	12.06–0.20	11.62–0.14	12.17–0.39	11.96–0.11
	7.63	7.12	4.30	8.02	6.99	7.29	9.61	2.87
RL	14.30–0.39	15.48–0.39	18.24–0.34	22.61–0.29	24.05–0.36	22.99–0.29	23.84–0.32	26.10
	7.63	7.16	6.38	7.57	4.91	6.94	4.27	–
	13.74–0.92	15.37–0.60	18.40–0.26	21.62–0.22	23.73–0.24	21.89–0.21	23.51–0.45	23.96–0.19
	16.47	10.33	5.56	6.25	4.32	5.51	5.71	2.37
MaxB	7.00–0.08	7.03–0.15	7.60–0.12	8.23–0.12	8.50–0.12	8.32–0.08	8.48–0.13	8.70
	3.50	5.93	5.79	5.56	4.56	5.19	4.74	–
	6.67–0.10	7.11–0.09	7.51–0.07	8.05–0.06	8.61–0.08	8.13–0.05	8.46–0.08	8.78–0.11
	3.63	3.29	4.08	4.88	3.93	3.89	3.19	3.79
D	7.98–0.22	8.60–0.23	9.84–0.16	12.12–0.16	13.03–0.16	12.30–0.17	12.95–0.16	13.80
	8.36	7.46	5.79	7.90	4.11	7.64	3.82	–
	7.70–0.56	8.80–0.33	9.99–0.11	11.61–0.12	12.68–0.11	11.81–0.11	12.46–0.16	12.97–0.09
	17.85	10.04	4.52	6.50	3.84	5.53	4.12	2.19
IFL	4.19–0.14	4.35–0.14	5.07–0.10	5.81–0.10	6.41–0.14	5.81–0.12	6.32–0.12	7.20
	9.95	9.11	7.09	10.45	6.92	11.03	5.80	–
	3.90–0.33	4.36–0.18	4.97–0.07	5.62–0.08	6.17–0.14	5.72–0.09	6.09–0.21	6.26–0.19
	20.89	10.84	5.98	9.66	10.21	9.31	11.22	9.33
BuL	8.96–0.15	9.06–0.17	9.73–0.13	10.50–0.08	10.85–0.15	10.56–0.09	10.90–0.15	10.30
	4.81	5.14	4.79	7.74	4.49	4.70	4.37	–
	8.87–0.28	9.27–0.22	9.80–0.06	10.36–0.06	10.63–0.10	10.43–0.07	10.53–0.12	10.76–0.16
	7.68	6.25	2.78	3.98	4.07	3.82	3.66	4.44
PPL	14.11–0.34	15.25–0.36	17.36–0.24	20.49–0.24	22.20–0.26	20.82–0.23	22.17–0.28	22.50
	6.83	6.75	4.57	6.81	3.63	6.01	3.82	–
	13.98–0.76	15.12–0.54	17.46–0.23	19.69–0.21	21.00–0.19	19.91–0.21	20.65–0.23	21.39–0.27
	13.29	8.74	5.36	6.84	3.97	6.45	3.47	3.80
MFW	7.54–0.22	8.27–0.23	9.32–0.20	10.89–0.15	11.96–0.18	11.11–0.15	11.93–0.20	12.20
	7.61	7.38	6.95	7.06	4.47	6.24	4.72	–
	7.38–0.52	8.30–0.36	9.29–0.18	10.74–0.17	11.43–0.20	10.90–0.14	11.06–0.25	11.80–0.24
	14.15	10.67	7.19	7.50	6.41	7.06	5.90	5.45

in *Proechimys,* two discriminant function analyses were performed on the taxa *P. brevicauda* and *P. quadruplicatus* Hershkovitz from sympatric or near sympatric localities across northern Peru. For the first run, specimens of both taxa of age classes 8 to 10 were

Table 3

Percent contribution to total variance of sex, age, and error for 23 morphometric variables from a single population sample of *Proechimys brevicauda*

See text and Fig. 1 for identification of variables. The interaction component between sex and age can be calculated by subtracting the sum of the components given from 100

Variable	ages 1–10 (combined)			ages 8–10		
	sex	age	error	sex	age	error
HBL	0.0	79.9	19.4	0.0	32.3	67.7
TL	0.0	83.1	15.5	0.0	0.0	100.0
HFL	0.0	80.7	17.6	0.0	0.5	98.6
EH	0.0	70.6	29.4	0.0	4.4	95.6
GSL	0.0	88.7	10.7	0.0	28.4	71.6
ZB	0.0	83.0	17.0	0.0	23.5	71.0
PLA	0.0	88.1	11.9	0.0	29.1	60.8
PLB	0.0	88.2	11.2	0.0	45.6	54.4
MB	0.0	82.8	16.6	0.0	33.8	59.7
MaxB	0.0	78.7	20.6	0.0	17.0	83.0
BaL	0.0	79.4	18.5	0.0	37.4	60.6
CD	0.0	86.9	12.4	0.0	50.9	49.1
RD	0.0	81.6	18.4	0.0	22.9	77.1
MTRL	0.0	85.4	13.0	0.0	39.5	60.5
NL	0.0	87.4	12.6	0.0	0.0	86.0
IOC	0.0	86.6	13.1	0.0	36.7	63.2
RL	0.0	60.0	40.0	0.0	1.6	98.4
RB	0.0	72.9	26.5	0.0	35.1	64.9
D	0.0	85.7	13.9	0.0	37.6	62.1
IFL	0.0	69.3	30.7	0.0	24.1	75.9
BuL	0.0	69.1	30.9	0.0	5.0	90.4
PPL	0.0	80.6	19.4	0.0	31.2	68.8
MFW	0.0	72.5	22.7	0.0	27.2	68.0
mean	0.0	80.0	19.2	0.0	24.5	73.4

Table 4

Percentages of individual specimens of *Proechimys brevicauda* and *P. quadruplicatus* correctly classified based on discriminant function analyses of (a) age classes 8–10 combined for both species and (b) age classes 8, 9, and 10 examined separately for both species

Actual group		Predicted group membership (%)		
		P. brevicauda	*P. quadruplicatus*	N
P. brevicauda	ages 8–10 combined	71.3	28.7	211
	age separate			
	8	99.0	1.0	103
	9	93.2	6.8	59
	10	98.0	2.0	49
P. quadruplicatus	ages 8–10 combined	23.3	76.7	128
	age separate			
	8	0.0	100.0	38
	9	3.2	96.8	63
	10	7.4	92.6	27

combined; in the second, individual comparisons across single age classes were made. Table 4 provides a summary of the proportion of specimens in each analysis correctly allocated to either species based on the a posteriori classification of individuals derived from their

discriminant scores. The power to discriminate these two taxa increased by an average of some 25 percent when age classes were considered separately. In other words, age components to the variation in both species contributed to a misclassification of about one-quarter of the specimens of either species examined. Part of the reason for the difference in resolving power between the two discriminant analyses is that those variables which are most significant contributors to species discrimination (for example, PLA and MFW) are also those which have high age variation components (e.g. 39.1 and 27.2 percent, respectively, for *P. brevicauda*; see Table 3). With age related variation of such magnitude, it is no wonder that THOMAS remarked on the "bewildering instability" of cranial characters in *Proechimys.*

Acknowledgements

Fieldwork in Peru was supported by the Museum of Vertebrate Zoology and the National Science Foundation (grant BNS76–17485 to B. BERLIN and J. L. PATTON). BRENT BERLIN, JOHN CADLE, and CAROL PATTON aided in the collection of specimens. Scientific collecting permits were graciously provided by the Dirección General Forestal y de Fauna, Ministerio de Agricultura, Lima, Peru. We are grateful to the curators of the following institutions for permission to examine specimens: American Museum of Natural History, Field Museum of Natural History, National Museum of Natural History, Museum of Zoology of the University of Michigan, Museum of Zoology of Lousiana State University, and the British Museum (Natural History). GENE M. CHRISTMAN drew the figures.

Zusammenfassung

Systematische Probleme nicht-geographischer Variabilität bei Stachelratten (Genus Proechimys, Echimyidae)

Untersucht wird die geschlechts- und altersbedingte Variabilität der Stachelratte *Proechimys brevicauda* Gunther anhand von 23 morphometrischen Variablen für Haut und Schädel. Meßbarer Sexualdimorphismus konnte nicht festgestellt werden, hingegen ergab sich eine große, durch das Alter bedingte Variabilität sogar im adulten Stadium. Durchschnittlich 25 % der Gesamtabweichung können für mehrere Maße festgestellt werden in den Alterskategorien reproduktionsfähiger Individuen. Im Extrem können 50 % erreicht werden. Der Effekt dieser starken altersbedingten Variabilität wird in bezug auf die geographischen Variationsmuster von *Proechimys brevicauda* im nördlichen Peru untersucht. Daraus ergeben sich Möglichkeiten, sympatrische Arten von Taschenratten im westlichen Amazonasgebiet zu erkennen.

Literature

COCKRUM, E. L. (1960): Laboratory and Field Manual for Introduction to Mammalogy. New York: Ronald Press Co.

FLEMING, T. H. (1971): Population ecology of three species of Neotropical rodents. Misc. Publ., Mus. Zool. Univ. Mich **143**, 1–77.

MALINIAK, E.; EISENBERG, J. F. (1971): Breeding spiny rats *Proechimys semispinosus* in captivity. Int. Zool. Yearbook **11**, 93–98.

MARTIN, R. E. (1970): Cranial and bacular variation in populations of spiny rats of the genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae) from South America. Smithsonian Contrib. Zool. **35**, 1–19.

MOOJEN, J. (1948): Speciation in the Brazilian spiny rats (genus *Proechimys,* family Echimyidae). Univ. Kans. Publ., Mus. Nat. Hist. **1**, 301–406.

NIE, N. H.; HULL, C. H.; JENKINS, J. G.; STEINBRENNER, K; BENT, D. H. (1975): Statistical Package for the Social Sciences. 2nd Ed. New York: McGraw-Hill, Inc.

PATTON, J. L.; GARDNER, A. L. (1972): Notes on the systematics of *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae), with emphasis on Peruvian forms. Occas. Papers, Mus. Zool., Louisiana St. Univ. **44**, 1–30.

STRANEY, D. O. (1978): Variance partitioning and nongeographic variation. J. Mammalogy 59, 1–11

THOMAS, O. (1900): Descriptions of new rodents from western South America. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 7, **6**, 294–302.

THOMAS, O. (1928): The Godman-Thomas expedition to Peru. VII. The mammals of the Rio Ucayali. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 10, **2**, 249–265.

Authors' addresses: Dr. JAMES L. PATTON and MARY ANNE ROGERS, Museum of Vertebrate Zoology, 2593 Life Sciences Building, University of California, Berkeley, Cal. 94720, U.S.A. Present address of M.A.R.: Division of Mammals, Field Museum of Natural History, Chicago, Ill. 60605, U.S.A.

Notes on the Gazelles

IV. The Arabian Gazelles collected by Hemprich and Ehrenberg

By C. P. Groves

Receipt of Ms. 7. 3. 1983

Abstract

Studied the gazelle specimens collected by Hemprich and Ehrenberg in Arabia. Specimens from Farsan Island, described as *Antilope arabica,* represent a distinct taxon, restricted to this island. The correct name for the common Arabian gazelle of the mainland is *Gazella gazella cora* (H. Smith, 1827). The name *Gazella arabica rueppelli* Neumann, 1906, is a synonym of *G. dorcas isabella* Gray.

Historical survey

Three gazelles were collected by Hemprich and Ehrenberg in their travels down the Red Sea Coast of Arabia in the early 1820s. The specimens, deposited in the Berlin Zoological Museum, are as follows:

ZMB 2108. Adult female, skull and skin. Labelled "Cotype" of *Gazella arabica* Hemprich & Ehrenberg.

ZMB 2109. Juvenile female, skin only.

ZMB 2115. Old male, skull and skin. Labelled "Type" of *Gazella arabica.*

All three are labelled as having been collected in "Arabia" by Hemprich and Ehrenberg. No further information as to the exact localities of origin exists, to my knowledge.

The history of the Hemprich and Ehrenberg expedition has been recounted by Stresemann (1954) on the basis of their correspondence. On December 15th, 1823, Hemprich wrote to Ehrenberg from Tor (= El Tur), in Sinai, that he had obtained two gazelles representing a new species. On April 30th, 1825, Ehrenberg wrote to Lichtenstein from Massawa, in Eritrea, that they had collected a gazelle on Farsan Island, in the Red Sea nearer the Arabian side, which they had visited between March 7th and 11th of that same year. In neither letter is any indication given of the sexes of the gazelles, nor any other data.

Hemprich and Ehrenberg (1828) specified that the Sinai specimens were from "Hamam Faraun, inter Tor et Sues": this is Gebel Hamman Fara'un, at 29.12 N, 32.59 E. They implied that two species, *Antilope arabica* and *A. dorcas*, occurred together in Sinai ("Dorcadem vero in Arabia prope Tor rarius cum illa occidimus"), but no Arabian specimen other than the three listed above is in the Berlin collection. Their reference to *dorcas* may possibly have been based on the juvenile, ZMB 2109, but this specimen is figured in their plate of *A. arabica* and in that of Lichtenstein (1827). They in fact combined, and figured, the three specimens under the new name *Antilope arabica*; mentioning Farsan as well as Sinai but not distinguishing between specimens from the two localities. Throughout the 19th century the name *Antilope* or *Gazella arabica* was used to cover all gazelles in Arabia.

Hamilton Smith (in Griffith 1827) described *Antilope cora* from the Persian Gulf coast of Arabia, but this was generally regarded as a synonym of *G. arabica*, or ignored altogether. Brooke (1873) separated *G. muscatensis* from Oman, and this in general was

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4806-0371 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 371–381

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

recognised as a species closely allied to *G. arabica*. It was not until the turn of the century that *G. marica*, a second species widely sympatric with *G. arabica*, was described (Thomas 1897) and well into the present century that the third taxon, *Gazella gazella saudiya*, was noted to be widespread in Arabia (Carruthers and Schwarz 1936). Groves and Harrison (1967) consider *marica* a subspecies of *G. subgutturosa* and *saudiya* of *G. dorcas*, while *arabica* and *muscatensis* are referred to *G. gazella* as the latter's local representatives in Arabia, the latter from the coast of eastern Oman, the former from the rest of the peninsula.

The first author to query the inclusion of the Hemprich and Ehrenberg specimens in a single taxon was Neumann (1906). The type of *Gazella arabica* according to this author was "an old Buck from Farsan Island, no. 2115, in the Berlin Museum". The female, no. 2108, represented a new subspecies from Sinai, *Gazella arabica rueppelli*, to which he referred also some specimens in the Frankfurt Museum from "Arabia Petraea" collected by Ruepell. There was no mention of the juvenile no. 2109. In the same paper Neumann also described *G. arabica erlangeri* from Lahadsch (= Lahej), north of Aden, based on a colour plate in Sclater and Thomas's (1898) Book of Antelopes.

The characters assigned to these three different races are as follows: *G. a. erlangeri* is described as the darkest of all the small gazelles, with a blackish flank-stripe and a strong grey tone in the body hue. The "true *G. arabica*" has no blackish flank-stripe and no grey tones in the strongly reddish body colour. *G. a. rueppelli* is in its body colour like *G. dorcas* and *G. isidis* (= *G. dorcas isabella*: see Groves 1969), but the pattern of the head is like *arabica* and *erlangeri*, with a red-brown dorsum nasi and a clear black nose-spot.

Neumann thus restricted the type locality of *arabica* to Farsan; Stresemann (1954 : 172) is incorrect in stating that the two Sinai specimens formed the basis for the name *Antilope arabica*.

Neumann may have had information not now available to us in stating that the male was from Farsan, the female from Sinai; or he may have reasoned somewhat as follows: two gazelles were obtained from Sinai, one from Farsan. Two museum numbers (2108, 2109) are in sequence, one (2115) separated by a gap. The first two would therefore have been collected together, i.e. from Sinai: one is the adult female, hence the out-of-sequence specimen, the male, would be the single Farsan specimen. Alternatively, one might note that one of the three (2109) is a juvenile; it is likely to have been in company with its mother, hence would belong with 2108, hence these two would have been the Sinai specimens. Either way, the probability is that Neumann was correct in nominating 2115 as the type of the species (hence it is the lectotype), and fixing the type locality as Farsan.

This paper redescribes the type series of *Antilope arabica* and attempts to place the specimens in a proper taxonomic context. As the name is one of the earliest available in the genus, it is necessary to decide to which, if any, of the unidentified taxonomic entities listed by Groves (1968) it belongs.

The identity of *Gazella arabica rueppelli* Neumann, 1906

Apart from the Berlin adult female, no. 2108, the paradigm of this form included specimens from "Arabia Petraea" (i.e. Sinai), collected by Rueppell, and housed in the Senckenberg Museum, Frankfurt. These are an adult male and female, SMF nos. 15863 and 15963. Because the Berlin specimen was the only one identified individually by the describer, it is here chosen as lectotype; the two Frankfurt specimens being paralectotypes. It is curious that Neumann did not even mention the juvenile skin in Berlin. Apart from these four the only other Sinai specimen seen by me in any collection is a juvenile skull in the Museum of Comparative Zoology, Harvard.

The three adult skulls – one male, two female – are compared in Table 1 with two





Fig. 1. ZMB 2108, adult female, from Gebel Hamman Fara'un, near El Tur, Sinai. Type of *Gazella arabica rueppelli* Neumann, 1906. *Left:* a = frontal view; *right:* b = lateral view. (Photo courtesy Dr. H. Hackethal, Zoologisches Museum, Berlin)

subspecies of *Gazella gazella* and two of *G. dorcas.* (The statistics of *G. dorcas* are those of the largest samples of the respective subspecies as listed by Groves [1981]).

The craniometric differences between *G. gazella* and *G. dorcas* are the latter's smaller teeth and anteriorly expanded nasal bones (both sexes), horns closer together at the base and with more inturned tips (males only), and longer horns in the females. In all of these characters the three *rueppelli* specimens are close to the *G. dorcas* means and far from those of either from of *G. gazella* – beyond the 1 and sometimes the 2 s.d. limits. Visual inspection of the skulls (see Fig. 1) leads to the same conclusion. The nasals send an angular wedge backward into the frontals, and the horns are well ringed, as Groves and Harrison (1967) found to be characteristic of *G. dorcas,* and the nuchal surface slopes forward as pointed out for *G. dorcas* by Osborn and Helmy (1980). The three skulls of *rueppelli* are therefore *G. dorcas.*

The three Sinai skulls fall within the range of variation of *G. d. isabella,* as illustrated by the sample from the Red Sea Hills, and somewhat outside that of *G. d. dorcas* (as represented by specimens mainly from the Western Desert of Egypt). It is the large size of *G. d. isabella* (as compared to *G. d. dorcas* and to the Arabian *G. d. saudiya*), its shorter nasals (in the male), and greater distance across the horn bases which lead to this conclusion, and the observation that the anterior nasal breadth is not quite as wide as the posterior; the horns are longer than normal for *G. d. isabella* in the females, and have more rings in the single male, though in neither of these features are the Sinai skulls quite outside the range of *G. d. isabella.*

Neumann (1906) stated that *G. a. rueppelli* combines a *dorcas*-like body colour with an *arabica*-like facial pattern. The supposed differences in body colour were not defined, and when the wide range of variation is taken into account there is in fact no consistent difference: the pale sandy tones of *G. d. dorcas* are never seen in *G. gazella* nor are the grey hues of the darkest skins of *G. gazella* ever seen in *G. dorcas* (see next section), but many *G. gazella* from Saudi Arabia are identical in colour with *G. d. isabella.* If Neumann had in



Fig. 2. ZMB 2115, adult male, from Farsan Island, Saudi Arabia (Red Sea). Type of *Gazella arabica* Lichtenstein, 1827. *Left:* a = frontal view; *right:* b = lateral view. (Photo courtesy Dr. H. Hackethal, Zoologisches Museum, Berlin)

mind only the Farsan Island skin when speaking of "*G. arabica*", then it is true that in their bright ochery hue with lighter flanks and darker, red-brown, flank-band the Sinai skins do resemble *G. d. isabella* rather than the Farsan skin. The differences in facial pattern – the supposed darker dorsum nasi with black nose-spot – distinguish *G. d. isabella*, as well as *G. gazella*, from *G. d. dorcas*. The *rueppelli* type series seem typical of skins of *Gazella dorcas isabella*.

Gazella arabica rueppelli Neumann, 1906, must be regarded as a synonym of *Gazella dorcas isabella* Gray, 1846.

A recent survey of dorcas gazelles in Sinai supports the conclusion that *G. d. isabella* occurs there. Ferguson (1981) states that *G. d. dorcas* is the form of northern Sinai, *G. d.*

isabella of the south; while in the west and centre, and in Israel, hybrids between the two occur. FERGUSON's conclusion is however laid down without supporting evidence, and not all the features used to differentiate the two subspecies are actually diagnostic. Indeed, he illustrates the skull of a female from El Arish (northern Sinai), ascribed to *G. d. dorcas*, which bears a close resemblance to the type of *rueppelli* (Fig. 1). That all Sinai gazelles might actually be referable to *G. d. isabella* rather than to *G. d. dorcas* or hybrids is implied by MENDELSSOHN's (1974) remark that the Israeli Dorcas is similar to *isabella*.

Reports that *G. d. saudiya* or *G. gazella* subsp. might occur in Sinai (HARRISON 1968; OSBORN and HELMY 1980) appear to be based on sight records from the older literature. There are no known specimens of any gazelle but *Gazella dorcas isabella* from anywhere in the Sinai peninsula.

The status of *Gazella arabica* (Hemprich & Ehrenberg, 1828)

The lectotype of HEMPRICH and EHRENBERG's *Antilope arabica* is an old male: It has short, broad nasals with the typical rounded naso-frontal suture of *G. gazella*, and at first glance an exaggeration of the typical back-sloped nuchal surface; the extreme build-up of bone at the inion may however be pathological. The horns, somewhat blunted by age, depatinated and with their once-prominent rings flattened with wear, are nearly straight, with no tendency for the tips to turn in, and hardly divergent to any degree. The skin is a darker ochre than the adult female Sinai skin; the flank-stripe nearly obsolete; the face with more white on it. The ears are clearly shorter, and unlike either *G. dorcas* or *G. gazella*, the white on the inside of the thigh continues on down the shank to the pasterns. These differences between the two are not adequately brought out in HEMPRICH and EHRENBERG's or LICHTENSTEIN's plates.

The cranial measurements given in Table 2 indicate differences between the type of *G. arabica* and population samples of *G. gazella*. Though as large as *G. g. gazella* the *arabica* skull is much narrower (Biorbital Breadth, and Braincase Breadth, but not Palate Breadth) and elongated both preorbitally and postorbitally even taking the possible pathological condition of the posterior braincase into account; the greater cranial flexure, with marked downsloping of the dorsally flattened braincase, resulting in a skull whose overall length is not excessive. The toothrow is relatively long; the nasals comparatively short. Horn length falls well outside the range of *G. gazella*, and the rings are few in number.

Because the type specimen of *G. arabica* falls outside the range of *Gazella gazella*, as currently defined, the possibility that it might represent a different species is raised. Any question of affinity with the subgenera *Trachelocele* or *Nanger* can be at once ruled out (see descriptions of these subgenera in GENTRY 1964, and GROVES 1969); within the nominate subgenus, it does not have the characters of *G. rufifrons*, *G. rufina*, *G. leptoceros*, or any of the African races of *G. dorcas*. This leaves only *G. cuvieri*, a large gazelle of uncertain affinities from the Atlas Mountains, and certain races of *G. dorcas* from Asian localities.

Comparison with *G. cuvieri* is necessary only on size grounds; it is inherently unlikely that a gazelle on an arid island should have any relationship to a species of mesic habitat at high altitude, and separated by several thousand kilometers. The measurements (Table 2) show that large size is the only resemblance. The skull of *G. cuvieri* is more elongated preorbitally but less so postorbitally, less flexed, with relatively shorter toothrow and much longer nasals than the lectotype of *G. arabica*; the horn rings are much more numerous. Externally, Cuvier's Gazelle is much darker in colour with a strongly marked black flank-band, very different from the reddish with barely perceptible lateral darkening of the Farsan specimen.

The Indian gazelles, often separated as *Gazella bennetti* (see SCLATER and THOMAS 1898) but included by GROVES (1968) in *G. dorcas*, average larger than the African Dorcas

Table 1

Comparisons of the skull measurements of the type series of *Gazella arabica rueppelli* Neumann, 1906, with populations of *Gazella gazella* and *G. dorcas*

(Measurements as defined in Groves 1969)

	G. gazella gazella			*G. gazella* (Arabia)			*G. a. rueppelli*			*G. dorcas isabella*			*G. dorcas dorcas*		
							Male	Female							
	Mean	s.d.	n	Mean	s.d.	n	SMF	ZMB 2108	SMF	Mean	s.d.	n	Mean	s.d.	n
Skull length															
M	189.0	4.6	8	184.2	6.0	22	186			179.1	4.0	14	167.6	4.5	10
F	174.0	–	1	167.5	6.4	4		173	181	169.8	5.7	4	162.7	3.6	9
Maxillary toothrow length															
M	56.8	2.7	11	56.0	2.3	28	51			52.8	2.7	16	51.2	2.2	14
F	55.5	–	2	54.0	2.5	4		52	53	51.9	2.2	7	50.7	2.0	11
Nasal length															
M	48.9	5.7	10	46.0	5.6	24	40			43.9	4.3	15	46.1	5.8	11
F	47.0	–	2	43.3	5.1	4		46	45	43.1	2.2	7	40.0	3.7	7
Breadth across horn bases															
M	68.0	2.9	12	64.6	2.2	28	61			61.9	2.5	16	56.8	3.0	13
F	52.0	–	2	50.4	2.5	5		52	53	51.7	1.9	9	49.6	2.4	11
Horn length															
M	236.6	15.8	11	218.8	17.7	28	227			223.9	25.9	15	235.8	24.2	12
F	114.0	–	2	108.6	7.7	5		177	180	153.3	14.8	7	181.1	21.7	11
Horn length as % of skull length															
F	74.7		1	65.6		4		102.3	99.5	90.3		4	111.3		10
Tip-to-tip as % of horn span															
M	82.3		11	68.0		26	57.3			56.2		14	63.9		9
Nasal breadth ant. as % br. post.															
Both sexes	90.0		13	90.4		30	95.5	90.5	90.9	95.5		21	104.1		21
No. horn rings															
M	15–18		11	14–20		28	20			15–20		10	16–25		13

Table 2

Comparisons of the skull measurements of the type of *Gazella arabica* (Lichtenstein, 1827) with populations of *Gazella* spp.

	G. arabica ZMB 2115	*G. g. gazella*			*G. gazella* (Arabia)			*G. cuvieri*			*G. dorcas christyi*			*G. dorcas* (Salt Ra.)		
		Mean	s.d.	n	Mean	s.d.	n	Mean	s.d.	n	Mean	s.d.	n	Mean	s.d.	n
Skull length	194	189.0	4.6	8	184.2	6.0	22	215.5	–	2	191.2	2.9	6	200.3	5.3	4
Biorbital breadth	83	90.4	3.0	11	81.1	2.3	22	95.5	3.0	4	85.5	2.1	25	87.8	3.0	4
Preorbital length	100	95.9	3.0	9	94.3	4.3	24	117.0	–	2	97.8	2.1	6	102.3	3.8	4
Postorbital length	125	110.5	4.1	10	103.9	4.4	27	114.8	3.2	4	103.7	3.8	7	111.0	4.6	4
Braincase breadth	55	62.9	3.0	11	59.6	2.4	26	69.5	4.2	4	64.6	2.4	7	64.3	5.1	4
Palate breadth	51	53.8	2.4	11	45.4	2.0	28	55.3	1.0	4	48.4	2.3	7	50.8	1.0	4
Toothrow length	63	56.8	2.7	11	56.0	2.3	28	62.6	2.2	5	57.4	1.6	7	58.3	2.9	4
Nasal length	34	48.9	5.7	10	46.0	5.6	24	60.7	5.9	3	54.1	5.3	7	57.3	1.5	3
Breadth horn bases	66	68.0	2.9	12	64.6	2.2	28	71.3	5.8	6	64.5	2.3	26	67.0	2.2	4
Horn length	272	236.6	15.8	11	218.8	17.7	28	328.2	26.6	5	284.3	19.1	26	273.3	20.1	4
No. horn rings	15	15–18		11	14–20		28	24–30		5	14–23			14–14		

or the Arabian *G. d. saudiya*, and as relevant in the present context the nasals are more posteriorly broadened and the horns are straighter and not inturned at the tips. There are a number of distinct races in India, and measurements of two of them are given here, selected as being of similar absolute size to the Farsan skull, and – in one case at least – based on a reasonable sample. Again, however, these have less cranial flexion and a much shorter, broader (and more rounded) braincase, shorter toothrow, and much longer nasals. The horn rings are much more prominent than in the Farsan skull, even taking the latter's age into account.

The lectotype of *arabica* differs from all other known gazelle specimens. Its large size, elongated rostrum and braincase, flattened downsloping braincase, general narrowness, extremely short nasals, and long straight horns distinguish it from *G. gazella* and *G. dorcas*. The question must be asked: are these characters, unique though they are, in some way abnormal – consequent perhaps on the suspected pathology of the occiput – or are they of taxonomic significance? A final conclusion will of course depend on examination of further specimens from Farsan.

One such specimen, the severely damaged skull of a female, BM 27.10.3.1, exists. In the absence of a full Skull Length measurement (the rostrum is partly missing), Palate Breadth and Horn Base Breadth can be used as size indicators. In the BM female, Palate Breadth is 41 mm, Horn Base Breadth 45 mm: both these measurements are well below the means for Arabian *G. gazella* (44.0 ± 3.8 and 50.4 ± 2.5, respectively). The braincase is somewhat flattened but not elongated (83 mm, compared to 92.0 ± 3.2 in Arabian *G. gazella*); but the skull is very narrow (Skull Breadth 63, cf. 75.4 ± 3.4 in Arabian *G. gazella*; Braincase Breadth 46, cf. 54.3 ± 2.2). Palate Breadth, expressed as a percentage of Braincase Breadth, is 89.1; in the type of *arabica* it is 92.7; in no other species of the *G. gazella* or *G. dorcas* groups is it above 82.1 %.

The evidence, incomplete as it is, suggests that Farsan Island is inhabited by a unique gazelle taxon notable for its very narrow skull at the very least; and a remarkable degree of sexual dimorphism is implied.

Discussion

The taxonomy of Arabian gazelles is beginning to look more complex than formerly (Groves and Harrison 1967). Apart from *G. (Trachelocele) subgutturosa marica*, whose status is not questioned and which is only distantly related to the others, we have the following:

1. The Palestine Gazelle, *Gazella gazella gazella* Pallas, 1766. According to Mendelssohn (1974), a more northerly submontane from and a desertic race from southern Israel are currently confounded under this name.
2. The common Arabian Gazelle. The correct name for this form, as discussed below, is *Gazella gazella cora*. Groves and Harrison (1967) argue that this is conspecific with the Palestine Gazelle, but the question is not absolutely closed and evidence that they do actually intergrade is needed.
3. The Muscat Gazelle, *G. g. muscatensis* Brooke, 1873. As discussed by Harrison (1968), this is probably conspecific with the common Arabian Gazelle, but Rostron's (1972) finding that on multivariate analysis it falls with *G. dorcas* is curious and the question still needs to be kept open.
4. The Saudi Gazelle, *G. dorcas saudiya* Carruthers & Schwarz, 1936. This distinctive, diminutive gazelle was placed by Groves and Harrison (1967) in *G. dorcas*, but it remains to be demonstrated that it does in fact intergrade with acknowledge representatives of the latter.
5. The Isabelline Dorcas Gazelle, *G. dorcas isabella* Gray, 1846 (synonym *G. arabica rueppelli* Neumann, 1906). As discussed above, this would seem to be the only gazelle in

Sinai, and it evidently extends into Israel, where it replaces the Saudi Gazelle. Its borders with the latter and with the Common Arabian Gazelle need to be investigated; the considerable similarity with the latter, as noted earlier, leave the question open whether it might not be this, rather than *saudiya*, with which the present form intergrades. In such a case, of course, the common Arabian Gazelle would have to be included in *G. dorcas* while *saudiya* would be raised to specific rank and *gazella* (with which *isabella* is presumeably sympatric in Israel) would be reduced to a monotypic species.

6. Yemen Gazelle, called "*G. gazella* subsp." by Groves and Harrison (1967) and by Groves (1969); but it is specifically distinct, and will be discussed in a forthcoming publication (Groves and Lay, in press).
7. Farsan Island Gazelle, *G. arabica* Lichtenstein, 1827. The relationship of this gazelle will be easier to elucidate once the interrelationships of the other Arabian taxa become clearer. For the present it is recommended that this distinctive form be recognised as a species apart from the rest.

If the name *arabica* is no longer available for the taxon listed as no. (2) above and called the common Arabian Gazelle, what name should be used? There are three other to be considered: *Gazella arabica erlangeri* Neumann, 1905; *Gazella arabica hanishi* Dollman, 1927; and *Antilope cora* H. Smith, 1827.

Harrison (1968) emphasises the great variation in colour among "Arabian Gazelles" (i.e. taxon [2] above), and draws attention to a geographic component. Essentially, it can be said that along the western seaboard of the peninsula (the Red Sea coast) the gazelles of this taxon tend to be rather dark, browngray, the flanks and haunches being noticeably paler than the back, the lateral flank-stripe being very broad and dark and the pygal band well-expressed, the forehead dark red-brown, a blackish nose-spot and a very narrow dark brown stripe bordering the white face-stripe below. This type predominates in the Aden district and north via Jeddah and the Hejaz into Israel, where the colour of *G. g. gazella* is of this type except that the forehead is blackish. The central desert type is lighter, more ochery, with less contrast between the back and the flanks and haunches, the flank and pygal bands less well-marked, the dark facial stripe vaguer, and the nose-spot often poorly developed, even absent in a few. These two forms intergrade insensibly, and many desert skins could be lost in a coastal sample, and vice versa.

The type of *G. a. erlangeri*, as illustrated by Sclater and Thomas (1898, pl. 59), from a living zoo specimen not apparently preserved, is clearly of the coastal type. Skins in Berlin from Lahej (to which a name "lahadschensis", never apparently published, has been applied on the labels, perhaps by Neumann) confirm that the coastal type of "taxon (2)" is intended by this name, as do four skins and two skulls from Aden in the British Museum.

The type (and only topotypical specimen) of *G. a. hanishi* is a mounted head in the British Museum. It is evidently an example of the desert type with simply an unusual nasal marking (Dollman 1927). The horns are similar to mainland gazelles.

The name *Antilope cora* was applied by Hamilton Smith (1827) to a pair of gazelles from " the shores of the Persian Gulf, eastern Arabia" (Smith in Griffith 1827, 5 :333) or "from India, or more properly from the Persian Gulph" (1827, 4 :216), living in the old Tower of London menagerie. Again, it is not clear that they were preserved after death. The horns of the male were 5 inches (125 mm) long, smooth and without striae, with the points turned backwards; those of the female, similar but only 4 inches (100 mm) long. These figures, together with the body measurements, suggest immature animals. The yellowish rufous colour with dark flank streak, and the facial pattern (white stripes bordered with black, and rufous forehead and nose with no mention of a nose-spot), indicate the desert type of "taxon (2)", the *bennetti* group being excluded by such features as the well-marked white stripes.

Since the coastal and desertic types are consubspecific, both names in effect apply to the common Arabian Gazelle, previously called *Gazella gazella arabica*; it must now be

known (assuming its specific assignment to be correct) as *Gazella gazella cora* (H. Smith 1827), with *erlangeri* Neumann, 1906 and *hanishi* Dollman, 1927, junior synonyms.

Conclusions

This paper reveals several deficiencies in knowledge about the gazelles of Arabia. The name *Gazella arabica* applies to a distinctive gazelle, probably a distinct species, from Farsan Island in the Red Sea, and not to the widespread Arabian form, which should be known as *G. g. cora*. But this latter has distinct similarities with *G. dorcas isabella*, now known to range via Sinai (where it is probably the only gazelle) into Israel. NEUMANN's *Gazella arabica rueppelli* is a synonym of *G. d. isabella*, and his *G. a. erlangeri* a synonym of *G. g. cora*. To resolve some of the outstanding problems, gazelles from border regions need to be studied.

Acknowledgements

I gratefully thank the following curators for access to specimens in their care, and for discussions on their history: Dr. R. ANGERMANN and Dr. H. HACKETHAL in Berlin; Dr. D. STORCH and Dr. D. KOCK in Frankfurt; Dr. A. W. GENTRY in London. I am grateful to Dr. DOUGLAS M. LAY for helpful comments on the manuscript.

Zusammenfassung

Bemerkungen über Gazellen. IV. Die von Hemprich und Ehrenberg gesammelten arabischen Gazellen

Diskutiert wird die taxonomische Stellung der arabischen Gazellen an Hand von Untersuchungsmaterial, welches HEMPRICH und EHRENBERG sammelten. Individuen von Farsan Island im Roten Meer, als *Antilope arabica* beschrieben, repräsentieren wahrscheinlich ein eigenes Taxon. Sie können nicht zu *Gazella gazella* gestellt werden. Zur Benennung der arabischen Festland-Gazelle wird *Gazella gazella cora* (H. Smith, 1827) vorgeschlagen. Der Name *Gazella arabica rueppelli* Neumann, 1906 ist ein Synonym von *Gazella dorcas isabella* Gray.

References

BROOKE, Sir V. (1873): On the antelopes of the genus *Gazella* and their distribution. Proc. Zool. Soc. Lond. **1873**, 535–554.

CARRUTHERS, D.; SCHWARZ, E. (1935): On a new gazelle from Central Arabia. Proc. Zool. Soc. Lond. **1935**, 155–156.

DOLLMAN, J. G. (1927): A new race of Arabian gazelle. Proc. Zool. Soc. Lond. **1927**, 1005.

FERGUSON, W. W. (1981): The systematic position of *Gazella dorcas* (Artiodactyla: Bovidae) in Israel and Sinai. Mammalia **45**, 453–457.

GENTRY, A. W. (1964): Skull characters of African gazelles. Ann. Mag. nat. Hist. (13) **7**, 353–382.

GRIFFITH, E. (1827a): The Animal Kingdom, arranged in conformity with its organization, by the Baron Cuvier, with additional descriptions of all the species hitherto named, and of many not before noticed. Vol. **5**. London: Geo B. Whittaker.

— (1827b): Ibid. Vol. **4**.

GROVES, C. P. (1969): On the Smaller Gazelles of the genus *Gazella* de Blainville, 1816. Z. Säugetierkunde **34**, 38–60.

— (1981): Notes on the Gazelles. III.: The Dorcas Gazelles of North Africa. Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Geneva **83**, 455–471.

GROVES, C. P.; HARRISON, D. L. (1967): The taxonomy of the Gazelles (genus *Gazella*) of Arabia. J. Zool. Lond. **152**, 381–387.

HARRISON, D. L. (1968): Mammals of Arabia. Vol. **3**, London: Ernest Benn.

HEMPRICH, F. G.; EHRENBERG, C. G. (1828): Symbolae Physicae. Pars Zoologica I. Berlin: Officine Academica.

LICHTENSTEIN, H. (1827): Darstellung neuer oder wenig bekannter Säugethiere. Berlin: C. G. Luderitz.

MENDELSSOHN, H. (1974): The development of the population of Gazelles in Israel and their behavioural adaptations. In: The behaviour of ungulates and its relation to management. Ed. by V. GEIST; F. WALTHER. Morges: IUCN Pub. 722–739.

NEUMANN, O. (1906): Über einige Gazellen und Kuh-Antilopen. Sber. Ges. naturf. Freunde, Berlin, **1906**; 237–247.

Osborn, D. J.; Helmy, I. (1980): The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). Fieldiana (Zool.) NS. No. **5**. Chicago.
Rostron, J. (1972): A multivariate statistical study of skull measurements of five taxa of gazelles. Biol. J. Linn. Soc. **4**, 1–14.
Sclater, P. L.; Thomas, O. (1898): The book of Antelopes. Vol. **3**. London: R. H. Porter.
Stresemann, E. (1954): Hemprich und Ehrenberg; Reisen zweier naturforschender Freunde im Orient, geschildert in ihren Briefen aus den Jahren 1819–1826. Abh. d. Deut. Akad. Wiss. Berlin, Math. Nat. Kl. **1954**, 1–177.

Author's address: Dr. Colin P. Groves, Department of Prehistory and Anthropology, Australian National University, P.O.Box 4, Canberra, ACT 2601, Australia

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNG

Identifizierung der Palästina-Genetten von J. Aharoni als *Vormela peregusna* (Güldenstaedt, 1770)

Von D. Kock

Eingang des Ms. 5. 5. 1983

Schlawe (1981: 117–119) hat geklärt, wie Tristram (1884) zu der Angabe überzeugt wurde, ‚*Genetta vulgaris*' (die spätere *Genetta terraesanctae* Neumann, 1902) käme am Mt. Carmel in Palästina vor; tatsächlich handelte es sich um einen falsch etikettierten Genetten-Beleg aus Algerien. Neuzeitliche Nachweise für Palästina fehlen (Harrison 1968; Ilani 1977), aber es bleiben Aharonis (1930) und Bodenheimers (1935, 1937) Angaben zu Genettenvorkommen für dieses Gebiet sowie eine verborgene Quelle (vgl. Schlawe 1981: „Aharoni 1912, p. 400 gibt es nicht"). Tatsächlich liegt in letzterer aber der Schlüssel zur Aufklärung.

Aharoni (1912) beschreibt eine ‚Zibethkatze', die „einer *Viverra genetta*" glich, bräunlich gelb gefärbt war, auf Rücken und Bauchseite (d. h. nicht ventral, sondern Seiten des Bauches) mit fast schwarzen Flecken und auf der Nase mit einem weißen Querstreifen gezeichnet war. Er erhielt das Exemplar 1908 lebend im Wadi Fauwar des damaligen türkischen Palästina (es mündet an der SO-Seite des Toten Meeres in die Bucht östl. der Lisan-Halbinsel, Jordanien; auf neueren Karten wird es als Wadi Jarra bezeichnet, ca. 31° 18′ N – 35° 35′ E)

Blanckenhorn (1912: 278) sah die fragliche ‚junge Zibethkatze' in Aharonis Tiersammlung und bezeichnete sie als ‚*Viverra sarmatica*'. Diese Identifizierung entspricht Aharonis (1912) Beschreibung, die in diesem Teil des Nahen Osten nur auf *Vormela peregusna* (Güldenstaedt, 1770; syn.: *Mustela sarmatica* Pallas, 1771) paßt. Das Exemplar wurde (zusammen mit anderen lebenden Säugern und Vögeln sowie naturwissenschaftlichen Sammlungen) für ein Naturalienkabinett und eine Menagerie des Sultans nach Konstantinopel transportiert. Ein erhaltener Sammlungsbeleg ist also kaum zu erwarten.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4806-0381 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 381–383

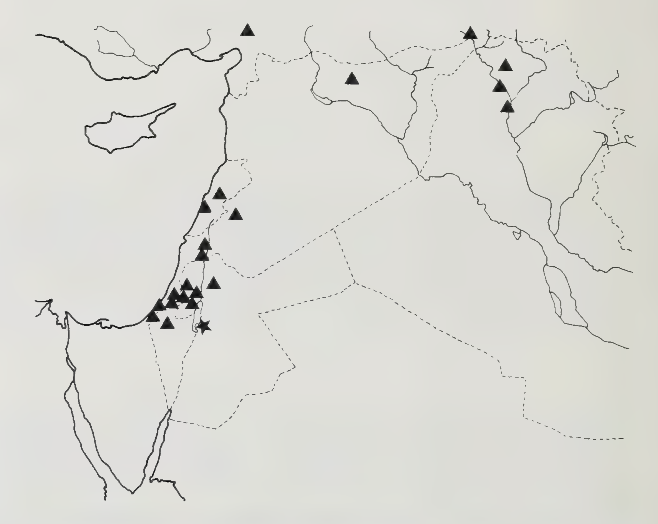
ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Aharoni (1930) erwähnt seinen Fund von 1908 nicht, wohl weil er außerhalb der Grenzen des damaligen Palästina im neu entstandenen Transjordan-Land liegt. Er will in 29 Jahren aber zwei ‚Genetten' am Berg Karmel und bei Schedschera (= Ilaniyya, Galilea) erbeutet haben, gibt anderseits *V. peregusna* als häufig an, so daß eine Identifizierung dieser ‚Genetten' unklar bleibt. Bodenheimer (1935: 106) weist darauf hin, daß *Genetta terraesanctae* [syn. mit *Genetta genetta* (Linnaeus, 1758)] leicht (sic!) mit *Vormela peregusna* verwechselt wird; er kennt keine Genetten-Vorkommen oder -Belege aus eigener Anschauung („reliable data as to its distribution in Palestine are greatly needed"), sondern fand nur einmal *V. peregusna* bei Gedera (31° 49′ N – 34° 46′ E); im übrigen sei der Tigeriltis in Hügeln, Bergen und der Küstenebene Palästinas häufig.

Bodenheimer (1937) führt ohne begründete Synonymie „*Genetta genetta terraesanctae* Neum. (= *vulgaris*)" wohl traditionell weiter auf, zeigt aber gleichzeitg seine Vorstellung über „*Vormela peregusna* Gueld. (= *sarmatica, boccamela*)" als Mischung des Tigeriltis mit dem Mauswiesel [*boccamela* Bechstein, 1800 = *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766].

Später führt Bodenheimer (1958) den Fund von Aharoni (1912) wieder als Genette (wohl ohne Kenntnis von Blanckenhorns Angabe) vom „Wadi Fauar (Dead Sea)" auf, von Schlawe (1981: 110) mit Ain al Fawar (31,83 N – 35,35 E = Ain Fuar, Judäa) identifiziert.

Meine Identifizierung des Wadi Fauwar mit dem Wadi Jarra beruht auf der gleichlautenden Schreibweise des Fundortes bei Aharoni und Blanckenhorn sowie der Reiseroute und Karten zur Forschungsreise.



Vorkommen von *Vormela peregusna* im Nahen Osten. Stern: Aharonis (1912) ‚Palästina-Genette' = Tigeriltis

Bodenheimer (1958) führt den Genetten-Fundort Mt. Carmel nicht auf Aharoni (1930) oder Tristram (1884), sondern auf Tristram (1866) zurück, der an dieser Lokalität „a small Wild Cat, about two-thirds the size of *F. chaus*, and with much longer tail" erlegte, und *V. peregusna* überhaupt nicht für Palästina aufzählt. Den Fundort Sejera nennt Bodenheimer (1958) für *G. genetta* (ein Sammlungsbeleg ist nicht bekannt) und *V. peregusna* allgemein (wie Aharoni 1930; Bodenheimer 1935) für Steppen und Hügel Israels; in keinem Fall aber nennt er (1935, 1958) Genetten-Vorkommen aus eigener Kenntnis.

Die Verbreitungskarte (Abb.) für *V. peregusna* (n. Harrison 1968, mit Ergänzungen für Israel n. Theodor und Costa 1967, für Iraq n. Al-Robaae 1976 und für die Türkei n. Kumerloeve 1967) zeigt, daß Aharonis (1912) Exemplar ein zweites transjordanisches Vorkommen belegt und zugleich den südöstlichen Fundort darstellt. Angaben zur Südgrenze des Vorkommens im palästinensischen Gebiet sind widersprüchlich: Theodor und Costa (1967) geben Zentral-Israel als Südgrenze an; Harrisons (1968) Angabe, „extends . . . just into Egyptian Sinai" wird von Osborn und Helmy (1980) nicht übernommen: *V. peregusna* fehlt in ihrer Faunenliste.

Literatur

AHARONI, J. (1912): Die Tierwelt des J.-T. und T. M.-Gebiets, 395–400. In: BLANCKENHORN, M.: siehe dort.
— (1930): Die Säugetiere Palästinas. Z. Säugetierkunde **5**, 327–343.
AL-ROBAAE, KH. (1976): On a collection of mammals from Mosul, North Iraq. Bull. Basrah nat. Hist. Mus. **3**, 67–76.
BLANCKENHORN, M. (1912): Naturwissenschaftliche Studien am Toten Meer und im Jordantal. Bericht über eine im Jahre 1908 (im Auftrag S. M. des Sultans der Türkei ABDUL HAMID II. und mit Unterstützung der Berliner JAGOR-Stiftung) unternommenen Forschungsreise in Palästina. Berlin: R. Friedländer & Sohn.
BODENHEIMER, F. S. (1935): Animal life in Palestine. Jerusalem: L. Mayer.
— (1937): Prodromus faunae palestinae. Mém. Inst. Égypte **33**, 1–286.
— (1958): The present status of the terrestrial mammals of Palestine. Bull. Res. Counc. Israel (Zool.) **7B**, 165–186.
HARRISON, D. L. (1968): The mammals of Arabia. **2**: Carnivora, Artiodactyla, Hyracoidea. London: E. Benn.
ILANI, G. (1977): Zoogeographical and ecological survey of carnivores (Mammalia: Carnivora) in Israel and the administered areas. Israel J. Zool. **26**, 254.
KUMERLOEVE, H. (1967): Zur Verbreitung kleinasiatischer Raub- und Huftiere sowie einiger Großnager. Säugetierkdl. Mitt. **15**, 337–409.
OSBORN, D. J.; HELMY, I. (1980): The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). Fieldiana Zool. (NS) **5**, I-XIX, 1–579.
SCHLAWE, L. (1981): Material, Fundorte, Text- und Bildquellen als Grundlage für eine Artenliste zur Revision der Gattung *Genetta* G. Cuvier, 1816 (Mammalia, Carnivora, Viverridae). Zool. Abh. staatl. Mus. Tierkde. Dresden **37**, 85–182.
THEODOR, O.; COSTA, M. (1967): A survey of the parasites of wild mammals and birds in Israel. Part 1. Ectoparasites. Jerusalem: Isr. Acad. Sci. Human.
TRISTRAM, H. B. (1866): Report on the mammals of Palestine. Proc. zool. Soc. Lond. **1866**, 84–93.
— (1884): The survey of western Palestine. The fauna and flora of Palestine. London: Palestine Explor. Fund Publ.

Anschrift des Verfassers: Dr. DIETER KOCK, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberg-Anlage 25, D-6000 Frankfurt a. M. 1

BEKANNTMACHUNG

Protokoll über die Mitgliederversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. am 27. September 1983 im Hörsaal des Museums Alexander Koenig in Bonn

Der 1. Vorsitzende, Herr KUHN, eröffnet die Versammlung um 17.00 Uhr.

1. Die Tagesordnung wird angenommen.
2. Herr KULZER verliest den Bericht über das abgelaufene Geschäftsjahr 1982:
   Im Berichtsjahr erschien der 47. Band der „Zeitschrift für Säugetierkunde" in 6 Heften mit 384 Seiten. Eine Aufschlüsselung der Veröffentlichungen in Sachgebiete zeigt die große thematische Breite der Zeitschrift.
   Auf Einladung von Professor Dr. H. ADAM fand die 56. Hauptversammlung der Gesellschaft vom 27. September bis 1. Oktober 1982 im Zoologischen Institut der Universität Salzburg statt. Ca. 100 Mitglieder und Gäste versammelten sich zu 37 Vorträgen. Ein Besuch des Tiergartens Hellbrunn und eine ganztägige Exkursion zum Institut für vergleichende Verhaltensforschung in Grünau im Almtal beendeten die

Tagung. Herrn ADAM und Herrn und Frau GOLDSCHMIDT wird für die vorzügliche Organisation gedankt.
Seit der letzten Tagung wurden 14 Mitglieder neu aufgenommen, 13 Mitglieder erklärten ihren Austritt. Durch Tod verlor die Gesellschaft 6 Mitglieder: KARL ANDERSEN, CSABA ANGHI, LOTTE BANZER, WILHELM EIGENER, WERNER HALLER, ERNST-JÜRGEN MEYER. Damit hat die Gesellschaft gegenwärtig 684 Mitglieder. Herr KULZER erläutert die rückläufige Mitgliederentwicklung und weist auf die schlechte Zahlungsmoral vieler Mitglieder hin. Z. Z. sind 170 Mitglieder gesperrt. Obwohl an diese Mitglieder die „Zeitschrift für Säugetierkunde" nicht ausgeliefert wird, belasten sie die Gesellschaft mit ca. DM 14 000,– pro Jahr, da die Zeitschrift vom Parey-Verlag für alle Mitglieder gedruckt und bereitgehalten wird und von der Gesellschaft bezahlt werden muß.

3. Herr EVERTS berichtet über die derzeitige Finanzlage. Für das Geschäftsjahr 1983 wird ein Defizit von ca. DM 14 000,– erwartet. Dieser Fehlbetrag ist auf nicht bezahlte Mitgliedsbeiträge zurückzuführen. In einer ausführlichen Diskussion werden Möglichkeiten zur Sanierung der Finanzen erörtert. Der Vorschlag des Geschäftsführers, ab 1. 1. 1984 den Druck der „Zeitschrift für Säugetierkunde" für Mitglieder einzustellen, die 2 Jahre ihren Beitrag nicht bezahlt haben, wird angenommen.
   Es wird ein Antrag auf Satzungsänderung diskutiert, den Ausschluß säumiger Mitglieder zu erleichtern. Der Vorstand wird auf der nächsten Mitgliederversammlung einen entsprechenden Vorschlag vorlegen.
   Alle Mitglieder werden aufgerufen, die Finanzlage der Gesellschaft durch Spenden zu verbessern.
4. Herr KULZER verliest den Bericht des Kassenprüfers, Herrn DITTRICH, der keinen Anlaß zur Beanstandung gefunden hatte. In Vertretung von Herrn WÄCHTLER, dessen Bericht verspätet eingetroffen ist, wird dies von Herrn RÖHRS bestätigt.
5. Die Anträge auf Entlastung des Schatzmeisters und des Vorstandes werden bei 2 Enthaltungen angenommen.
6. Für das Geschäftsjahr 1983 werden als Kassenprüfer die Herren DITTRICH und WÄCHTLER gewählt.
7. Der Vorschlag des Vorstandes, trotz der gestiegenen Kosten für die Zeitschrift, die Mitgliedsbeiträge für 1984 nicht zu erhöhen, wird angenommen.
   Es wird zwei Mitgliedern gedankt, die der Gesellschaft eine größere Summe gespendet haben.
8. Die Einladung der Herren FESTETICS, KUHN und VOGEL, die nächstjährige Hauptversammlung vom 23. bis 27. September in Göttingen abzuhalten, wird einstimmig angenommen.
   Für 1985 laden die Herren DITTRICH, EVERTS und RÖHRS nach Hannover ein. Die Mitgliederversammlung stimmt diesem Vorschlag zu.
   Für 1986 liegt eine Einladung von Herrn DIETERLEN nach Stuttgart, für 1987 von Herrn KLÖS nach Berlin vor.
9. a. Es werden Vorschläge zur Mitgliederwerbung diskutiert.
   b. Es wird vorgeschlagen, die Abstracts der Vorträge in der „Zeitschrift für Säugetierkunde" abzudrucken. Der Vorstand wird diesen Vorschlag prüfen.
   c. Schriftleitung und Verlag sollen prüfen, ob von Nichtmitgliedern Autorenbeiträge erhoben werden können.

Die Sitzung endet um 18.30 Uhr.

Prof. Dr. H.-J. KUHN
1. Vorsitzender

Prof. Dr. E. KULZER
Geschäftsführer

Prof. Dr. U. SCHMIDT
Schriftführer

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 248,– DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 45,– DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.







